АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 55

2

ФЕВРАЛЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

ЛЕНИНГРАД 1970

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 55 (1970) № 2

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Е. Г. Бобров, *П. А. Генкель*, *М. М. Голлербах*, *П. М. Жуковский*, *О. В. Заленский*, *Л. В. Кудряшев*, *Е. М. Лавренко* (главный редактор), *Д. В. Лебедев*, *Г. Г. Левин* (секретарь), *С. Ю. Липшиц*, *Б. Н. Норин* (зам. главного редактора), *В. М. Понятовская*, *Т. А. Работнов* (зам. главного редактора), *В. И. Разумов*, *Л. Е. Родин*, *В. П. Савич*, *С. Я. Соколов*, *В. Б. Сочава*, *В. В. Суворов*, *А. Л. Тахтаджян*, *Б. А. Тихомиров*, *А. И. Толмачев*, *Н. В. Турбин*, *С. Н. Тюремнов*, *Ан. А. Федоров*, *М. С. Яковлев* (зам. главного редактора).

EDITORIAL BOARD

E. G. Bobrov, *An. A. Fedorov*, *P. A. Henckel*, *M. M. Hollerbach*, *L. V. Kudryashov*, *E. M. Lavrenko* (Editor-in-Chief), *D. V. Lebedev*, *H. G. Levin* (Secretary), *S. J. Lipschitz*, *B. N. Norin* (Associate Editor), *V. M. Poniatovskaja*, *T. A. Rabotnov* (Associate Editor), *V. I. Razumov*, *L. E. Rodin*, *V. P. Savicz*, *V. B. Soczava*, *S. Y. Sokolov*, *V. V. Suvorov*, *A. L. Taktajan*, *B. A. Tikhomirov*, *S. N. Tiuremnov*, *A. I. Tolmatchev*, *N. V. Turbin*, *M. S. Yakovlev* (Associate Editor), *O. V. Zalensky*, *P. M. Zhukovsky*.

УДК 541.621.2 : 58

Ю. А. Урманцев

ИЗОМЕРИЯ В ЖИВОЙ ПРИРОДЕ. I. ТЕОРИЯ

С 6 рисунками

JU. A. URMANTZEV. ISOMERY IN LIVING NATURE. I. THEORY

В 1822 г. Вёлер получил цианат серебра AgCNO, а в 1823 г. Либих также описал вещество того же состава, но с резко другими свойствами — гремучее серебро. Каждый из молодых химиков полагал, что именно он правильно описал истинные свойства вещества указанного состава. Для разрешения спора они послали свои препараты авторитетнейшему в то время физико-химику Яну Берцелиусу. Исследовав препараты, он нашел, что оба химика правы. Позднее он и сам обнаружил, что различные по свойствам винная и виноградная кислоты тем не менее обладают одним и тем же составом $C_4H_6O_6$. В 1830 г. он назвал обнаруженное явление изомерией (от греч. изос — тот же, мерос — части).[1]

В 1917 г. Фредерик Содди (Soddy, 1917) предсказал существование изомерии атомных ядер, действительно открытую в 1921 г. Отто Ганом (Hahn, 1921) на естественно-радиоактивных изотопах — UX_2 и UZ — Pa^{234}. В 1935 г. советские физики Б. Курчатов, И. Курчатов, Л. Мысовский, Л. Русинов (Kourtchatov и др., 1935; Курчатов, Русинов, 1947; Корсунский, 1954; Русинов, Драбкин, 1958) на изотопах Br^{80} открыли изомерию ядер искусственно-радиоактивных химических элементов. В 1936 г. немецкий теоретик Вейцзеккер показал, что изомерные атомные ядра имеют одни и те же массовые числа и порядковые номера, но находятся в различных энергетических состояниях и потому имеют различные ядерные свойства и прежде всего различные периоды полураспада.

Уже открытие химической и ядерно-физической изомерии давало повод для развития более широкого взгляда на изомерию. Но химики и физики этого не сделали. Между тем даже простое осознание того факта, что с математической точки зрения изомерия — это перестановки (P), т. е. множество различных комбинаций (объектов), одинаковых по числу элементов — по m (составу), но различных по характеру взаимоотношений последних (в частном случае — взаиморасположению в пространстве той или иной размерности) с необходимостью подводило к выводу об изомерии как (в известном смысле) всеобщем свойстве материи (в том числе, конечно, космической, социальной и биологической), а тем самым и к созданию более общего учения об этом явлении.

Приступив к изучению биоизомерии, мы (1956, 1957 гг.) стали сразу же собирать различные факты, подтверждающие существование данного феномена в живой природе. К счастью, это оказалось сравнительно легко, поскольку биологи во многих случаях, сами того не подозревая, уже имели дело с биоизомерией. Так, ею являлась, например, совокупность ряда фаз митоза, одинаковых по числу хромосом, но различных по их взаиморасположению; совокупность хромосом, отличающихся друг от друга лишь по порядку генов (явление инверсии генов); бесчисленное множество правых (D), левых (L) биоформ, например, D и L изомеры молекул обычной глюкозы, D и L колонии микроорганизма *Bacillus mycoides*, D и L листья бегонии, голуби «правухи» и «левухи», однояйцовые люди-близнецы правши и левши и т. д. Но дело было не только в том, чтобы доказать существование биоизомерии, но и прежде всего в том, чтобы систематически исследовать это явление. Для этого нужно было найти наиболее удобную ее биологическую модель.

---

[1] Эти исторические сведения взяты из книг Джуа (1966), Л. и М. Физер (1966), Реутова (1964).

Вначале мы исследовали корни (Урманцев и Смирнов, 1962) и листья (Урманцев, 1963а, 1963б, 1963в, 1967) растений. Но особенно подходящими в этом отношении оказались венчики и чашечки цветков растений, число соответственно лепестков и чашелистиков у которых в общем случае фиксировано, взаиморасположение же их, судя по работам Эйхлера (Eichler, 1875, 1878), Грея (Gray, 1875), Хенслоу (Henslow, 1880), Рилея (Riley, 1923), Шоуте (Schoute, 1935), Канелла (Cunnell, 1958, 1959, 1964) и других, обычно варьирует (см. также Davis, 1964a, 1964б, 1964в, 1966; Leppik, 1965).

Настоящая работа посвящена детальному анализу биоизомерии — диссимметрической, недиссимметрической, той и другой.

Теория вопроса

Итак, выбрав в качестве модели биоизомерии цветки, мы решили для облегчения дальнейших поисков математически предсказать числа и строения всех возможных изомеров венчика (чашечки) при данном числе лепестков (m). Но тут мы столкнулись с некоторыми обстоятельствами.

Одно из них заключалось в выборе соответствующей области математики. Ею, естественно, оказалась комбинаторная математика из-за тождества изомерии с перестановками. Но отсюда следовало, что: 1) учение математиков о перестановках — ничто иное, как абстрактное учение об изомерии в природе; 2) формулы и методы вычисления P могут быть самыми различными в зависимости от исходных предпосылок — вида отношений между элементами, диктуемого в конечном счете природой изучаемого объекта. Так, P для m различных элементов, способных давать лишь линейные перестановки, будет $P=m!$ (В работе «О свойствах времени» мы совместно с Ю. П. Трусовым (1961) показали, что эта формула пригодна для вычисления числа хроноизомеров). Но P для химических соединений, обладающих m асимметрическими атомами углерода — C^*, будет в общем случае $P_m=2^m$. Аналогичное обстоятельство выяснилось и при изучении изомерии различно устроенных венчиков.

Проще всего обстояло дело с ациклическими — винтовыми — венчиками (чашечками). Для них при m стыкующихся лепестков, как и для молекул с m C^*, $P_m=2^m$. Причина этого будет изложена ниже. Сложнее было с определением числа и строения изомеров циклических — невинтовых — венчиков (чашечек). Насколько нам известно, такая задача до нас никем не была решена; задача выглядела так. Предполагалось, что нам дан венчик, все m лепестков которого одинаковы (условно или в действительности) по форме, лежат в одной и той же плоскости по кругу; взятые порознь, они равны, стало быть, совместимы. Относительно наблюдателя они ориентированы внутренней стороной. Необходимо было найти различные их (и при допущении поворотов) взаиморасположения, при условии, что каждый лепесток участвует в образовании двух и только двух стыков (исключение: m равно 1).

В табл. 1 приведены определенные числа изомеров «циклических» венчиков (чашечек), а на рис. 1 — их диаграммы. Они получены следующим образом. Покажем это на примере математически особенно представительного 12-членного венчика.[1]

---

[1] Здесь и далее все сказанное о венчике верно для чашечки и других математически подобных образований. Кольцевые хромосомы фагов также могут быть прекрасными моделями для изучения полиморфизма, и в том числе изомерии, в живой природе.

ТАБЛИЦА 1

Теоретически рассчитанные числа изомеров циклических венчиков

($m = 1 \div 15$)

m	Значность	$P'_{a,b}$	P_m
1	1+, 0—	1 (1)	2
	1—, 0+	1 (1)	
2	2+, 0—	1 (1)	3
	1+, 1—	1 (2)	
	0+, 2—	1 (1)	
3	3+, 0—	1 (1)	4
	2+, 1—	1 (3)	
	1+, 2—	1 (3)	
	0+, 3—	1 (1)	
4	4+, 0—	1 (1)	6
	3+, 1—	1 (4)	
	2+, 2—	1 (4) + 1 (2)	
	1+, 3—	1 (4)	
	0+, 4—	1 (1)	
5	5+, 0—	1 (1)	8
	4+, 1—	1 (5)	
	3+, 2—	2 (5)	
	2+, 3—	2 (5)	
	1+, 4—	1 (5)	
	0+, 5—	1 (1)	
6	6+, 0—	1 (1)	14
	5+, 1—	1 (6)	
	4+, 2—	2 (6) + 1 (3)	
	3+, 3—	3 (6) + 1 (2)	
	2+, 4—	2 (6) + 1 (3)	
	1+, 5—	1 (6)	
	0+, 6—	1 (1)	
7	7+, 0—	1 (1)	20
	6+, 1—	1 (7)	
	5+, 2—	3 (7)	
	4+, 3—	5 (7)	
	3+, 4—	5 (7)	
	2+, 5—	3 (7)	
	1+, 6—	1 (7)	
	0+, 7—	1 (1)	
8	8+, 0—	1 (1)	36
	7+, 1—	1 (8)	
	6+, 2—	3 (8) + 1 (4)	
	5+, 3—	7 (8)	
	4+, 4—	8 (8) + 1 (2) + 1 (4)	
	3+, 5—	7 (8)	
	2+, 6—	3 (8) + 1 (4)	
	1+, 7—	1 (8)	
	0+, 8—	1 (1)	
9	9+, 0—	1 (1)	60
	8+, 1—	1 (9)	
	7+, 2—	4 (9)	
	6+, 3—	9 (9) + 1 (3)	
	5+, 4—	14 (9)	
	4+, 5—	14 (9)	
	3+, 6—	9 (9) + 1 (3)	
	2+, 7—	4 (9)	
	1+, 8—	1 (9)	
	0+, 9—	1 (9)	
10	10+, 0—	1 (1)	108
	9+, 1—	1 (10)	
	8+, 2—	4 (10) + 1 (5)	
	7+, 3—	12 (10)	
	6+, 4—	20 (10) + 2 (5)	
10	5+, 5—	25 (10) + 1 (2)	108
	4+, 6—	20 (10) + 2 (5)	
	3+, 7—	12 (10)	
	2+, 8—	4 (10) + 1 (5)	
	1+, 9—	1 (10)	
	0+, 10—	1 (1)	
11	11+, 0—	1 (1)	188
	10+, 1—	1 (11)	
	9+, 2—	5 (11)	
	8+, 3—	15 (11)	
	7+, 4—	30 (11)	
	6+, 5—	42 (11)	
	5+, 6—	42 (11)	
	4+, 7—	30 (11)	
	3+, 8—	15 (11)	
	2+, 9—	5 (11)	
	1+, 10—	1 (11)	
	0+, 11—	1 (1)	
12	12+, 0—	1 (1)	352
	11+, 1—	1 (12)	
	10+, 2—	5 (12) + 1 (6)	
	9+, 3—	18 (12) + 1 (4)	
	8+, 4—	40 (12) + 2 (6) + 1 (3)	
	7+, 5—	66 (12)	
	6+, 6—	75 (12) + 1 (2) + 1 (4) + 3 (6)	
	5+, 7—	66 (12)	
	4+, 8—	40 (12) + 2 (6) + 1 (3)	
	3+, 9—	18 (12) + 1 (4)	
	2+, 10—	5 (12) + 1 (6)	
	1+, 11—	1 (12)	
	0+, 12—	1 (1)	
13	13+, 0—	1 (1)	632
	12+, 1—	1 (13)	
	11+, 2—	6 (13)	
	10+, 3—	22 (13)	
	9+, 4—	55 (13)	
	8+, 5—	99 (13)	
	7+, 6—	132 (13)	
	6+, 7—	132 (13)	
	5+, 8—	99 (13)	
	4+, 9—	55 (13)	
	3+, 10—	22 (13)	
	2+, 11—	6 (13)	
	1+, 12—	1 (13)	
	0+, 13—	1 (1)	
14	14+, 0—	1 (1)	1182
	13+, 1—	1 (14)	
	12+, 2—	6 (14) + 1 (7)	
	11+, 3—	26 (14)	
	10+, 4—	70 (14) + 3 (7)	
	9+, 5—	143 (14)	
	8+, 6—	212 (14) + 5 (7)	
	7+, 7—	245 (14) + 1 (2)	
	6+, 8—	212 (14) + 5 (7)	
	5+, 9—	143 (14)	
	4+, 10—	70 (14) + 3 (7)	
	3+, 11—	26 (14)	
	2+, 12—	6 (14) + 1 (7)	
	1+, 13—	1 (14)	
	0+, 14—	1 (1)	

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

m	Значность	$P'_{a,\,b}$	P_m	m	Значность	$P'_{a,\,b}$	P_m
15	15+, 0—	1 (1)	2192	15	7+, 8—	429 (15)	2192
	14+, 1—	1 (15)			6+, 9—	333 (15) + 2 (5)	
	13+, 2—	7 (15)			5+, 10—	200 (15) + 1 (3)	
	12+, 3—	30 (15) + 1 (5)			4+, 11—	91 (15)	
	11+, 4—	91 (15)			3+, 12—	30 (15) + 1 (5)	
	10+, 5—	200 (15) + 1 (3)			2+, 13—	7 (15)	
	9+, 6—	333 (15) + 2 (5)			1+, 14—	1 (15)	
	8+, 7—	429 (15)			0+, 15—	1 (1)	

Решение. Все стыки, которые при движении внутри венчика по часовой стрелке не оказывали своими ребрами сопротивления, обозначались знаком «+», в обратном случае знаком «—». Совокупность «+» и «—» указывала на значное состояние или значность С венчика. Так, если все 12 лепестков были ориентированы веерообразно по часовой стрелке, то значное состояние такого венчика характеризовалось 12-ю «+» и нулем «—», т. е. С=12+, 0—.

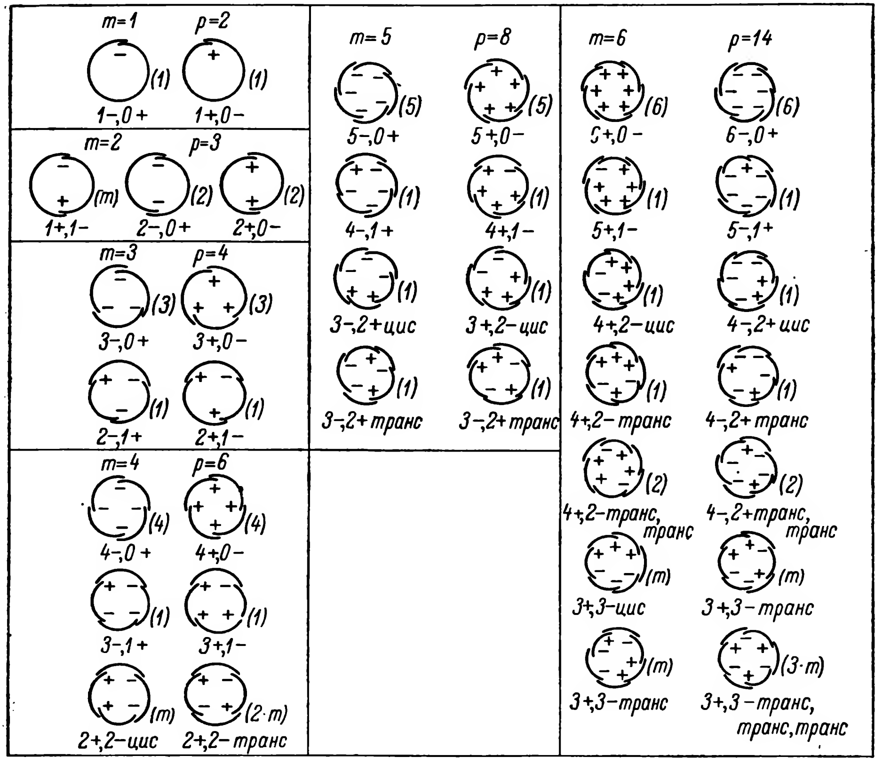


Рис. 1. Изомерия циклических венчиков растений ($m=1 \div 6$).

Плюсы и минусы при стыках указывают на характер последних; *символы в скобках* — виды симметрии; m — число лепестков, P — число изомеров.

Общее число значных состояний Z равно:

$$Z = m + 1, \tag{1}$$

где m — число лепестков (стыков). Таким образом, для венчика с $m=12$, $Z=12+1=13$. Вот все 13 значных состояний: 12+, 0—; 11+, 1—; 10+, 2—; 9+, 3—; 8+, 4—; 7+, 5—; 6+, 6—; 5+, 7—; 4+, 8—; 3+, 9—; 2+, 10—; 1+, 11—; 0+, 12—.

Понятно, что одному и тому же значному состоянию С отвечает $P'_{a,b}$ изомеров венчика, так как одно и то же число $a+$ ($a-$), $b-$ ($b+$) знаков может быть распределено вокруг оси венчика $P'_{a+,\,b-}$ различными способами. Отсюда, для вычисления общего числа изомеров m-членного венчика P_m, нужно: 1) найти числа изомеров $P'_{a_i+,\,b_i-}$ для каждого С, 2) определить $P_m = \sum\limits_{i=1}^{m+1} P'_{a_i+,\,b_i-}$.

Для нахождения $P'_{a+,\,b-}$ в первом приближении можно воспользоваться формулой числа перестановок $P''_{a+,\,b-}$ $a+$ и $b-$ знаков при их (NB!) линейном расположении:

$$P''_{a+,\,b-} = \frac{(a+b)\,!}{a\,!\,b\,!} = \frac{m\,!}{a\,!\,b\,!}. \tag{2}$$

Для $C = m+$, $0-$ и $C = m-$, $0+$ по уравнению (2) имеем:

$$P''_{m+,\,0-} = P''_{m-,\,0+} = \frac{m\,!}{m\,!\,0\,!} = 1,$$

что очевидно и так. При круговом распределении знаков $P'_{m+,\,0-}$ и $P'_{m-,\,0+}$ также равны 1. И, стало быть, $P'_{12+,\,0-} = P'_{12-,\,0+} = 1$.

Для состояния $(m-1)+$, $1-$ или $(m-1)-$, $1+$ при линейном расположении знаков $P''_{(m-1),\,1} = \frac{m\,!}{(m-1)\,!\,1\,!} = m$. Между тем при круговом расположении знаков один минус (плюс) не может располагаться среди других плюсов (минусов) иначе, как единственным образом.[1] Отсюда: формула (2) дает завышенное число перестановок по сравнению с числом их при круговом распределении знаков. Последнее верно для любых $a \geqslant 1$, $b \geqslant 1$.

Для того чтобы узнать, во сколько раз нужно уменьшить $P''_{a,b}$, чтобы получить число изомеров, характерное для данного значного состояния С, т. е. $P'_{a,b}$, следует учесть следующие обстоятельства.

Очевидно, круговое распределение знаков можно получить простым сворачиванием концов линейных перестановок в круг. Так, для случая $2+$, $2-$ $P''_{2+,\,2-} = \frac{4\,!}{2\,!\cdot 2\,!} = \frac{1\cdot 2\cdot 3\cdot 4}{1\cdot 2\cdot 1\cdot 2} = 6$ перестановкам вида: 1) $++\;--$, 2) $+-\;-+$, 3) $--\;++$, 4) $-+\;+-$, 5) $-+\;-+$, 6) $+-\;+-$. Комбинации 1) — 4) после соединения концов в круг и идентификации полученных фигур посредством поворотов дадут диаграмму А, а 5) и 6) — Б (рис. 2). Здесь, кстати, лишний раз видно, что что $P''_{a,\,b} > P'_{a,\,b}$.

Обратно. Любое круговое распределение знаков может быть развернуто в ρ ($\rho = \div : m$) линейных. Для этого выделяют (скажем, нумерацией) условно любой из знаков и начинают считывание с 1 по m, и далее со 2 по. . . 1, с 3 по . . .2, словом с k-того по. . . $k-1$ (на рис. 2 с 1 по . . .4, со 2 по 3 и т. д.), выписывая их в линейном порядке.[2] Отсюда понятно, что каждому значному состоянию соответствует лишь определенная совокупность линейных перестановок, а последней — круговых, и наоборот. А потому, зная закон соответствия линейных перестановок круговым, можно определить число последних, т. е. изомеров.

---

[1] Так как принималось, что не существует какой-либо системы отсчета, относительно которой можно было бы различать положения данного минуса (плюса), допускается, стало быть, свободное вращение (но не переворачивание) венчика, так что поворотом одно положение можно совместить с другим, нам же нужны лишь различные (и при допущении поворотов) состояния.

[2] Здесь считывание аналогично, хотя и не полностью, снятию информации с матричной ДНК или информационной РНК (там добавляется условие комплементарности), а линейная и кольцевая хромосомы — линейному и кольцевому распределению знаков. Отсюда: асимметричная кольцевая хромосома может быть считана в m, а линейная — в 1 линейную последовательность, и первая содержит информацию в m раз больше, чем вторая. Возможно, именно в этом смысл образования кольцевых хромосом у фагов, бактерий и т. д., для которых вопрос о наиболее экономичной и информационно емкой форме записи наследственной информации при их ничтожных размерах должен иметь немалое значение.

Разумеется, сказанное верно только для принятых здесь условий свободного считывания с любого пункта кольца (хромосомы) и только в одном направлении. Последнее условие, как известно, не всегда выполняется (см., например, Stahl, Steinberg, 1964; Streisinger и др., 1964; Sinclair, Stevens, 1966; Пехов, 1967).

При круговом распределении знаков выявляются следующие два случая: «+» и «—» распределяются так, что 1) возникает ось симметрии n-го порядка; 2) ось симметрии ($n > 1$) не возникает. Очевидно, в последнем варианте (см., например, на рис. 1 диаграммы 5-членных венчиков, кроме случаев 5+, 0— и 5—, 0+) такая неаксиальная m-членная диаграмма может быть развернута в m линейных различных комбинаций; и, наоборот, m последних различных линейных комбинаций могут быть свернуты всего лишь в 1 диаграмму. Отсюда, для таких случаев

$$P'_{a,\,b} = P''_{a,\,b}/m \qquad (3)$$

или

$$P'_{a+,\,b-} = P'_{a-,\,b+} = \frac{(a+b)\,!}{a\,!\,b\,!}\Big/m = \frac{m\,!}{a\,!\,b\,!}\Big/m. \qquad (3а)$$

В разбираемом примере с 12-членным венчиком такими неспособными дать осевую симметрию формами являются: 11+, 1—; 11—, 1+; 5+, 7—; 5—, 7+. Тогда:

$$P'_{11+,\,1-} = P'_{11-,\,1+} = \frac{12\,!}{11\,!\,1\,!} : 12 = 1,$$

$$P'_{7+,\,5-} = P'_{7-,\,5+} = \frac{12\,!}{7\,!\,5\,!} : 12 = 66 \quad \text{изомерам.}$$

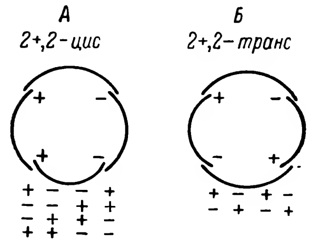


Рис. 2. Венчики вида 2+, 2— и соответствующие им линейные перестановки.
А — 2+, 2—цис, Б — 2+, 2—трансформа.

Сложнее обстоит дело с определением числа изомеров для остальных значных состояний венчика с $m=12$, при круговом распределении знаков которых могут возникнуть и содержащие оси формы: 10+, 2—; 10—, 2+; 9+, 3—; 9—, 3+; 8+, 4—; 8—, 4+; 6+, 6—. Здесь нужно определить: 1) все аксиально-симметричные или содержащие оси формы и число изомеров для них; 2) все несодержащие оси варианты и по формуле (3) совокупность их изомеров; 3) суммарное число изомеров, возможных для данного значного состояния.

Выявление аксиально- и радиально-симметричных случаев. Необходимость их обнаружения в том, что если вокруг оси венчика имеется n равных групп +, — знаков, то при переводе круговой комбинации на линейные возможно n повторений одного и того же. Отсюда число разных линейных перестановок, кодируемых одной аксиально- или радиально-симметричной диаграммой, в отличие от асимметричной, будет не m, а m/n.

Как же узнать, какие значные состояния могут привести к возникновению оси симметрии? Для этого нужно: 1) найти все такие делители, которые делят a и b без остатка; 2) сопоставить результаты деления и выявить общие частные от деления, которые и укажут на аксиально- и радиально-симметричные случаи и соответствующие им порядки оси. В примере с $m=12$ имеем табл. 2.

Из нее видно, что для значных состояний 10+, 2— и 10—, 2+, или сокращенно 10 ±, 2∓, среди прочих изомеров возможен изомер с осью симметрии второго порядка, т. е. (2); для 9 ±, 3∓ — (3), 8 ±, 4∓ — (4), (2); 6+, 6— — (6), (3), (2).

По формуле (3) имеем:

$$P'_{10-,\,2+} = P'_{10+,\,2-} = \frac{12\,!}{10\,!\,2\,!} : 12 = \frac{11 \cdot 12}{1 \cdot 2} : 12 = 66 : 12 = 5(12) + 1(6).$$

Эта форма записи означает, что 66 линейных последовательностей соответствуют 5 диаграммам, представляющим по 12 линейных комбинаций, и 1 диаграмме, представляющей 6 линейных комбинаций. Существование последнего изомера видно и из симметрийного анализа, так как для состояния $10\pm$, $2\mp$ возможны изомеры с осями (2), представляющие, следовательно, по 12/2=6 линейных последовательностей. Далее

$$P'_{9+,\,3-}=P'_{9-,\,3+}=\frac{12!}{9!\,3!}:12=\frac{10\cdot 11\cdot 12}{1\cdot 2\cdot 3}:12=220:12=18(12)+1(4).$$

Существование одного изомера, представляющего 4 линейные последовательности, подтверждается симметрийным анализом: $^{12}/_{3}=4$.

$$P'_{8+,\,4-}=P'_{8-,\,4+}=\frac{12!}{8!\,4!}:12=\frac{9\cdot 10\cdot 11\cdot 12}{1\cdot 2\cdot 3\cdot 4}:12=495:12=41(12)+1(3).$$

ТАБЛИЦА 2

Общие частные для некоторых значных состояний 12-членного венчика

Числа значных состояний	Делители и частные[1]				
	1	2	3	4	5
10	10	5	—	—	$\underline{2}$
2	$\underline{2}$	1	—	—	—
9	9	—	$\underline{3}$	—	—
3	$\underline{3}$	—	1	—	—
8	8	$\underline{4}$	—	$\underline{2}$	—
4	$\underline{4}$	$\underline{2}$	—	1	—
6	$\underline{6}$	$\underline{3}$	$\underline{2}$	—	—
6	$\underline{6}$	$\underline{3}$	$\underline{2}$	—	—

Разбираемый случай очень интересный. Здесь особенно ярко видна необходимость и симметрийного контроля при выводе числа изомеров. В самом деле, по формуле (3), казалось бы, возможен 41 изомер, каждый из которых представляет по 12 линейных последовательностей и 1 изомер вида 1 (3). Между тем симметрийный анализ (табл. 2) показывает, что для состояния 8+, 4— (8—, 4+) возможны изомеры с осями (4) и (2), представляющими соответственно по 12 : 4=3 и 12 : 2=6 линейных последовательностей. Если это так, то, казалось бы, отнимая от 495 3 и 6, мы должны получить число, полностью делящееся на 12. Однако 495—(3+6)=486, 486:12=40(12)+ +1(6). Мы видим, что 486 не делится без остатка на 12. В чем же дело? В сущности, ответ содержится уже в самом результате 40 (12) и 1 (6), т. е. должен быть еще один изомер, соответствующий не 12, а 6 линейным комбинациям.

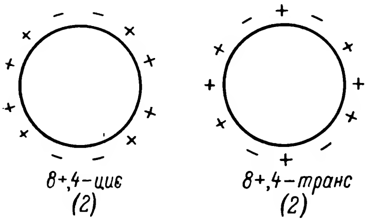


Рис. 3. Два возможных способа реализации симметрии (2) для венчиков 8+, 4— (8—, 4+). Вид венчика (стыковки) показан знаками.

Действительно, рис. 3 показывает, что симметрия (2) для состояния 8+, 4— (8—, 4+) может быть реализована двумя различными способами. Отсюда: для вывода числа изомеров нужно выявить и все возможные случаи реализации симметрии вида (*n*) или $n\cdot m$. Последнее достигается: 1) разбиением чисел *a* и *b* на «подмножества», 2) определением числа всех таких сочетаний «подмножеств» множеств *a* и *b*, которые дают симметрию, содержащую ось *n*-го порядка.

Учитывая сказанное, для состояния $8\pm$, $4\mp$ имеем:

$$P'_{8+,\,4-}=P'_{8-,\,4+}=40(12)+2(6)+1(3).$$

$$P'_{6+,\,6-}=\frac{12!}{6!\,6!}:12=\frac{7\cdot 8\cdot 9\cdot 10\cdot 11\cdot 12}{1\cdot 2\cdot 3\cdot 4\cdot 5\cdot 6}:12=924:12=77(12).$$

Но дополнительная симметрийная корректировка показывает (табл. 2), что существуют изомеры, представляющие соответственно 12 : 6=2,

---

[1] Подчеркнутые цифры — одинаковые частные; 1 во внимание не принимается, так как она характеризует асимметрический вариант.

12 : 2=6, 12 : 3=4 линейных последовательностей. Дополнительный контроль на различные способы реализации симметрий вида (6), (3), (2) дал: 1(2)+1(4)+3(6). Отнимая от 924 — (1·2+1·4+3·6) имеем 900, что без остатка делится на 12, 900 : 12=75. Окончательно имеем:

$$P'_{6+,\,6-} = 75(12) + 1(2) + 1(4) + 3(6).$$

В итоге для 12-членного венчика (чашечки) имеем, замечая, что

$$P'_{a\pm,\,b\mp} = P'_{a+,b-} + P'_{a-,\,b+}:$$

$$P'_{12\pm,0\mp} = 2,\ P'_{9\pm,\,3\mp} = 38,$$

$$P'_{11\pm,\,1\mp} = 2,\ P'_{8\pm,\,4\mp} = 86,$$

$$P'_{10\pm,\,2\mp} = 12,\ P'_{7\pm,\,5\mp} = 132,$$

$$P'_{6+,\,6-} = 80$$

$$P_{12} = \sum_{i=1}^{7} Pa_i \pm, b_{i\mp} = 352 \text{ изомера.}$$

Итак, для определения общего числа изомеров m-членного венчика (чашечки) рассмотренного выше типа: 1) по формуле (1) узнают общее число и вид значных состояний, 2) пользуясь уравнением (3), методами симметрийного анализа выявляют число и вид изомеров для каждого значного состояния, 3) суммируют числа изомеров по всем значным состояниям.

Биоизомерия в следствиях

Следствие первое. Существование изомерии делает в общем случае невозможным изображение строения цветка (или любого другого способного изомеризоваться объекта) одной лишь единственной диаграммой. Правильнее отображать строение цветка совокупностью реально-существующих видов структур.[1]

Следствие второе. Вследствие изомерии венчик (и любой другой объект) в общем случае характеризуется несколькими видами симметрии (рис. 1), а потому симметрию не только одного семейства, но даже одного вида и индивида растения нельзя исчерпать лишь одним единственным видом симметрии.[2] Между тем, нередко пишут о в целом актиноморфных семействах, скажем, *Ranunculaceae*, о зигоморфных цветках *Lamiaceae* и т. д. (Маевский, 1964; Белов, 1967 : 256). Во втором нашем (совместно с Н. Н. Каденом) сообщении о биоизомерии мы приведем данные наблюдений, подтверждающих этот вывод.

Далее объекты аксиальной симметрии вида (n) (n=1÷∞) с теоретической точки зрения в принципе могут существовать в двух модификациях — правой (D) и левой (L).

В табл. 3 выписаны все такие виды для венчиков с m=1÷6.

Из табл. 3 видно, что для венчиков с m=1, m=3, m=5 вообще (при принятых условиях) не присуща иная симметрия, кроме аксиальной. Это обстоятельство очень интересное, особенно если учесть, что именно 5-мерные околоцветники в природе наиболее распространенные и именно их-то чаще всего представляют как. . . актиноморфные. Мы видим, что при условии стыковки цветолистиков (рис. 1) актиноморфия для них вообще невозможна.

---

[1] Последнее следует и из наблюдаемого подчас непостоянства числа цветочных органов некоторых видов растений, как например для гравилата речного и чубушника душистого. Вследствие этого в живой природе существуют как изомерийный полиморфизм, так и полиморфическая изомерия.

[2] Заметим, что диаграммный способ отображения строения венчика (околоцветника) не всегда точно выявляет истинную симметрию последнего.

ТАБЛИЦА 3

Венчики аксиальной симметрии

m	Значное состояние		
	L	D	(n)
1	1—, 0+	1+, 0—	(1)
2	2—, 0+	2+, 0—	(2)
3	3—, 0+	3+, 0—	(3)
	2—, 1+	2+, 1—	(1)
4	4—, 0+	4+, 0—	(4)
	3—, 1+	3+, 1—	(1)
5	5—, 0+	5+, 0—	(5)
	4—, 1+	4+, 1—	(1)
	3—, 2+ цис	3+, 2— цис	(1)
	3—, 2+ транс	3+, 2— транс	(1)
6	6—, 0+	6+, 0—	(6)
	5—, 1+	5+, 1—	(1)
	4—, 2+ цис	4+, 2— цис	(1)
	4—, 2+ транс	4+, 2— транс	(1)
	4—, 2+ транс, транс	4+, 2— транс, транс	(2)

ТАБЛИЦА 4

Венчики актиноморфной симметрии $m=1\div6$

m	Значное состояние	$n\cdot m$
1	—	—
2	1+,1—	$m(\equiv 1\cdot m)$
3	—	—
4	2+, 2— цис	m
	2+, 2— транс	$2\cdot m$
5	—	—
6	3+, 3— цис; 3+, 3— транс; 3+, 3— транс	m
	3+, 3— транс, транс, транс	$3\cdot m$

Виды симметрии актиноморфных венчиков с $m=1\div6$ приведены в табл. 4.

Из табл. 3 и 4 видно, что из 37 возможных форм венчика ($m=1\div6$) лишь 7 из них обладают актиноморфной симметрией вида $n\cdot m$. Остальные 30 форм аксиально-симметричные и 18 из них асимметричны ($n=1$). Таким образом, в природе должны резко преобладать венчики (чашечки) аксиальной симметрии, а из них — асимметрические, что действительно имеет место (Урманцев, 1965). Заметим, что ранее в соответствии с существовавшим уровнем развития науки неправильно полагали, что объекты аксиальной симметрии в живой природе распространены редко (Шубников, 1940 : 16).

Следствие третье — закон изомеризации. Помимо изомерии, для любых форм материи, в частности биологической, он требует существования: изомерии диссимметрической (и в этой связи диастереомеров, антиподов, мезоморфов), недиссимметрической, диссимметро-недиссимметрической; конформационных, неконформационных, тех и других, таутомерных, нетаутомерных, тех и других переходов одних изомеров в другие, т. е. существования явлений, ранее признававшихся сугубо химическими! И эти выводы необходимо следуют из неспецифичности — в смысле связи с какой-либо областью природы — перестановочной природы изомерии и операции зеркального отражения.

В самом деле, изомерия, где бы она не проявлялась, — это всегда определенное множество, именно — множество объектов одинакового состава, но различного отношения между строящими эти объекты элементами; изомер — представитель этого множества.

И опять же, где бы ни проявлялась изомерия, по отношению к зеркальному отражению она может быть трех и только трех видов[1]:

---

[1] При других основаниях деления различают изомерию: 1) структурную — а) скелета, б) положения, в) метамерную; 2) пространственную — а) оптическую, б) геометрическую (или цис-транс); 3) таутомерную; 4) конформационную (Комиссаров, 1962, 1963). Нельзя не отметить логическую несостоятельность такой классификации: спутаны различные основания деления, неправомерно структурная изомерия выделена из включающей ее пространственной.

а) Диссимметрическая. В этом случае все изомеры совокупности диссимметричны; ее примеры: изомерия молекул с асимметрическими атомами; изомерия циклических (m нечетное, рис. 1) и ациклических венчиков.

б) Недиссимметрическая. В этом случае все изомеры совокупности недиссимметричны; ее примеры: изомерия некоторых углеводородов; некоторые случаи поворотной изомерии цветков и побегов.

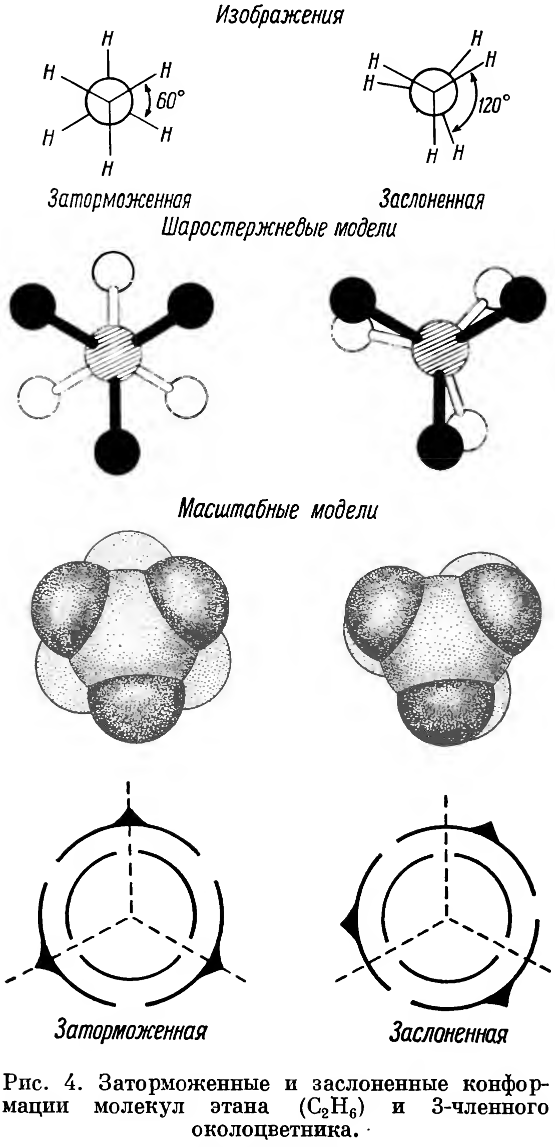


Рис. 4. Заторможенные и заслоненные конформации молекул этана (C_2H_6) и 3-членного околоцветника.

Молекула этана в виде различных моделей показана сверху вдоль углерод-углеродной связи; 3-членный околоцветник (*внизу*) изображен схематически; в случае «заслоненной» конформации чашелистики сдвинуты относительно штриховых линий (венчика) (случай поворотной, или тропоизомерии).

в) Диссимметро-недиссимметрическая. В этом случае одни изомеры совокупности диссимметричны, другие — нет. Ее примеры: изомерия винной кислоты, существующей в виде двух антиподов — L и D и одной недиссимметрической мезо-модификации; изомерия венчика при четном числе лепестков (рис. 1). Здесь важно обратить внимание и на рассматривавшуюся до сих пор как сугубо молекулярную цис-транс изомерию.

С точки зрения связей между элементами объекта изомеризация, независимо от ее природы, может быть также только трех видов.

а) Конформационная. В этом случае при переходе одного изомера в другой связи не рвутся, сохраняются, изменяется лишь положение частей изомера относительно этих связей и друг друга. Ее примеры: конформационная изомеризация самых разнообразных соединений, например, циклогексана; изомеризация при никтинастических движениях растения. Симптоматично, что и там и здесь сходство в рассматриваемом отношении может быть очень глубоким: например, для тех и других возможны и существуют вследствие движения вокруг связей совпадающие по конфигурации «заторможенные» и «заслоненные» конформации (рис. 4).

б) Неконформационная. В этом случае переход одного изомера в другой совершается посредством разрыва связей. Ее примеры: изомеризация н-пентана и н-гексана в изомеры с разветвленной цепью (Л. Физер, М. Физер, 1966); изомеризация венчика с накладывающимися друг на друга лепестками в венчики с непрекрывающимися лепестками.

в) Конформационно-неконформационная. В этом случае при переходе одного изомера в другой одни связи сохраняются, другие рвутся. Ее примеры: изомеризация алициклических соединений, сопровождаемая сужением или расширением цикла; онтогенетические переходы одних изомеров цветка в другие, обычно сопровождаемые и разрывами частей и связей цветка.

С точки зрения направления, изомеризация может быть прямой, обратной, обратимой — таутомерной — и необратимой — нетаутомерной. Таутомерия и атаутомерия были известны только в химии и ядерной физике. Упомянутые обратимые движения «сна», например, венчиков льна, гусиной лапки, кувшинок, листьев клевера, когда одни взаиморасположения (цвето-) листиков после «сна» переходят в другие, а со вступлением в «сон» снова возвращаются в исходные, — примеры биотаутомерии.

В физической химии умеют определять встречаемость и условия взаимопревращений (например, типа цис-транс-) изомеров; предварительные данные с *Linum usitatissimum* L. показывают, что и в живой природе существуют определенные закономерности частоты встречаемости и характера переходов одних изомеров в другие.

Далее и в неживой и в живой природе факторы, приводящие к диссимметрической или, сокращенно, диссизомерии, в ряде случаев могут проявиться одновременно (m C* — атомов у молекул или диссфакторы ш, д, ж, г,. . . у листьев), в ряде других — не могут (например, различные виды конформационных изгибов — кресла, лодочки и т. д. — у молекул, различные диссимметризирующие положения лепестков у венчиков — см. рис. 1).

Оба варианта подробно рассмотрены в разработанной мною математической теории диссфакторов (Урманцев и Смирнов, 1962; Урманцев, 1963а, 1963б, 1963в, 1964а).

В первом случае при m одновременно существующих диссфакторах число диссизомеров P определяется в общем посредством формулы $P_m=2^m$.

Вот почему, как для пиранозной гексозы, так и для винтового ациклического венчика при $m=5$ используется одна и та же формула: $P_5=2^5=32$. Причем 32 изомера и там и здесь: как мы теперь знаем неслучайно, распадаются на 2^{m-1}, здесь $2^{5-1}=16$, зеркальноравных пар — антиподы; по отношению к каждой паре антиподов все остальные $2^{m-1}-1$, здесь $2^{5-1}-1=$ $=15$ пар, диастереоизомерны (т. е. раздельно изомерны). Наконец, для каждой пары антиподов можно выделить промежуточные, или мезоморфы. В подтверждение сказанного ниже приводятся новые примеры диссизомерии: на рис. 5 — листьев *Tilia cordata* Mill., на рис. 6 — листьев *Tradescantia fluminensis* Vell. и *Hedera helix* L.

Во втором случае, когда диссизомерия вызывается m неспособными одновременно проявиться факторами, число дисизомеров P приходится определять по другим, более сложным формулам (Урманцев, 1963а, 1963б, 1963в, 1964а). Используя их, в частности, удается показать, что пиранозная гексоза может существовать не в 32, как ранее считалось, а в 320 различных модификациях, что подтверждается экспериментальными данными. Одновременно посредством этих же формул (Урманцев, Смирнов, 1962; Урманцев, 1964а) удается предсказать все возможные модификации корней люцерны, гороха, бобов, томатов при их изолированном росте в стерильных условиях.

В итоге мы видим, что в отношении изомерии между молекулами и любыми другими, в частности биологическими, объектами — венчиками и чашечками цветков — действительно существует глубокое и разностороннее, очень тонкое одно-однозначное соответствие — математический изоморфизм.

Сейчас трудно указать такие особенности изомерии молекул, которым не соответствовали бы аналогичные особенности изомерии биологических и других объектов. Именно это обстоятельство позволяет использовать одни и те же уравнения при расчете числа и строения изомеров как молекул, так и иных объектов, в частности венчиков цветков растений.

Однако и это, разумеется, не предел изоморфизма объектов живой и неживой природы. В разрабатываемой нами (Урманцев, 1968а, 1968б, 1969) математико-аксиоматически общей теории систем удалось доказать четыре важные теоремы, позволившие с единых позиций рассмотреть огромное количество резко отличающихся друг от друга фактов, объяснить их существование, предсказать новые. И не вина автора, что на этом этапе естественнонаучный анализ становится одновременно и философским.

Первая теорема: любой объект должен обязательно принадлежать к тем или иным $\rho(\rho=1, 2, 3, \ldots)$ полиморфическим «рядам» с Z_ρ законами комбинирования и n_ρ «первичными» элементами l видов. Это положение мы назвали *законом полиморфизации*. Примеры его проявлений следующие. 1. Полиморфический ряд атомов — периодическая система элементов Д. И. Менделеева. Их первичные n элементов — протоны, нейтроны, электроны; закон комбинирования — сложный алгоритм, задаваемый совокупностью ядерно-физических законов.

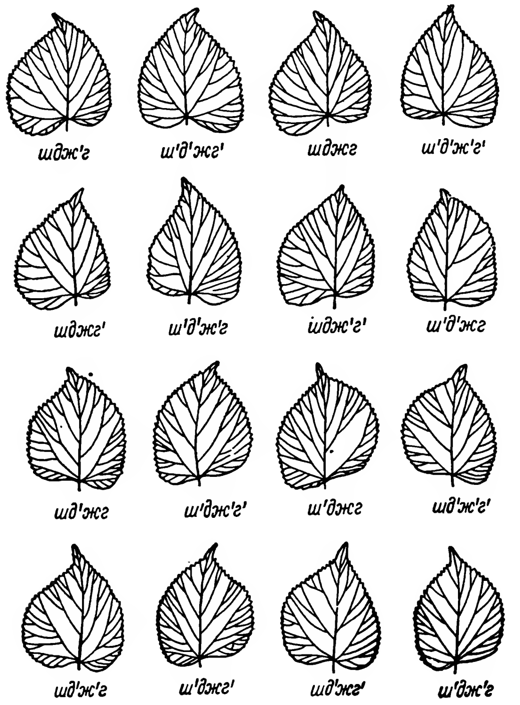


Рис. 5. Диссимметрическая изомерия листьев *Tilia cordata* Mill.

Под изомерами — символы видов диссимметрии и диссфакторов.

2. Полиморфический, в частности, гомологический ряд молекул. В случае ряда углеводородов, начинающегося с CH_4, первичные элементы — C и H, закон комбинирования — C_nH_{2n+2}, так что после CH_4 следуют C_2H_6, C_3H_8 и т. д.

3. Полиплоидный ряд хромосом. Первичные элементы — отдельные, обычно гаплоидные или диплоидные наборы хромосом; закон комбинирования — кратное увеличение этого набора. В биологии известно и множество других таких «рядов», например «ряды» триплетов, цистронов, оперонов, репликонов, сегрегонов или. . . фибоначчиевы ряды листо-, плодо-, чешуе-, аминокислото-расположения (Урманцев, 1968в), гомологические ряды наследственной изменчивости[1] Н. И. Вавилова (1966), ряды расчленения листовых пластинок Н. П. Кренке (1933—1935), явления полимеризации и олигомеризации, описанные В. А. Догелем (1954), и др.

4. Разнообразные языки. Их первичные n элементов — различные алфавиты, закон комбинирования определяется грамматикой, задающей набор правил для построения слов, предложений, текстов.

5. Различные математики и логики, построенные по одному и тому же принципу — выделению первичных n аксиом (элементов) и определенных правил обращения с ними (закона комбинирования).

Вторая теорема: любой объект данных ρ-тых полиморфических рядов должен обязательно одно-однозначно (изоморфно) или одно-многозначно (гомоморфно) или много-многозначно (полиморфно) в той или иной мере соответствовать другим объектам других полиморфических рядов. Это второе положение мы назвали *законом соответствия*

---

[1] Подробнее о генетическом полиморфизме см. у Форда (Ford, 1961, 1965, 1966).

или параллелизмов. Его примеры: 1) взаимный определенный параллелизм всех отмеченных выше полиморфических рядов; 2) параллелизм свойств различных рядов химических элементов, прямо выраженный законом периодической зависимости свойств химических элементов от величины зарядов атомных ядер; 3) взаимный параллелизм свойств различных гомологических рядов молекул, организмов (Вавилов, 1966) и их «частей» — тканей (Заварзин, 1950, 1953), ультраструктур клеток (Бернал, 1969; Матиенко, 1967), фило- и онтогенетических рядов развития типов цветков (Леппик, 1969); 4) изоморфизм различных научных теорий.

Третья теорема: любой объект при своем развитии должен неминуемо проходить через фазу изомеризации, т. е. фазу изменения связей и отношений между элементами еще при константном составе. Это третье положение мы назвали *законом изомеризации,* подробно рассмотренном выше. Однако в рамках общей теории систем на языке высшей алгебры удается доказать необходимость существования трех новых классов изомерии: 1) «+, —». В этом случае «прямые» (+) и «обратные» (—) изомеры существуют отдельно друг от друга. Диссизомерия — один из возможных видов этого класса. 2) (+, —). В этом случае не существует отдельно друг от друга прямых и обратных изомеров — каждый изомер противоположен самому себе. Недиссимметрическая изомерия — один из видов этого класса, возможно еще бесчисленное множество других видов. 3) «+, —» и (+, —). В этом случае у одних изомеров имеются, у других не имеются отдельно существующие обратные им формы. Диссимметро-недиссимметрическая изомерия — один из примеров этого класса.

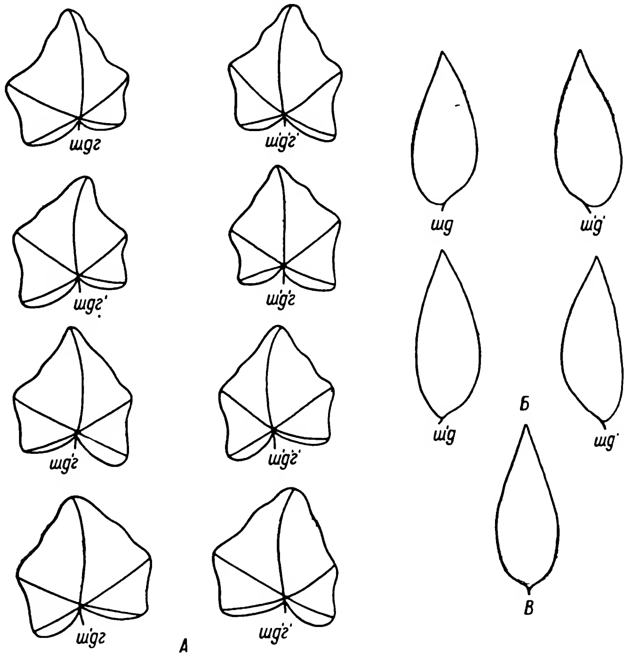


Рис. 6. Диссимметрическая изомерия листьев плюща *Hedera helix* L. (*А*) и традесканции *Tradescantia fluminensis* Vell. (*Б*).

В — симметричный лист.

Четвертая теорема: каждая форма движения материи должна подчиняться не только всеобщим, но и специфическим законам сохранения, определенным константам типа *h*, *c*. . ., другим инвариантам. Так, математически было доказано положение, которое иным, философским, путем вывел известный советский философ Н. Ф. Овчинников в своем выдающемся исследовании «Принципы сохранения» (конец 1966 г.). Ниже мы увидим и первое подтверждение этого положения.

Следствие четвертое. При биотаутомерии венчиков выявляется своеобразная, динамическая симметрия: как бы (при принятых условиях) края лепестков ни накладывались друг на друга, за пределы теоретически возможного числа изомеров и значных состояний венчик «не выйдет». И причина замкнутости данного множества изомеров относительно операции «перекладывания краев лепестков» в том, что любые таутомерные переходы подчиняются специфическому закону сохранения: общее число знаков до таутомерного перехода равно общему числу знаков после него. Так, для пентамерного венчика при любых таутомерных превращениях общее число знаков до и после равно 5.

Обнаружение, хотя и очень частного, биологического закона сохранения имеет большое значение. Оно позволяет глубже и шире поставить вопрос о предмете биосимметрики, рассматривать ее как науку о биологических инвариантах, в том числе законах сохранения и случаях их нарушений в живой природе (Урманцев, 1966а, 1967). Такой подход делает предметом биосимметрики самые фундаментальные, самые интимные особенности живой природы. Он основан на уверенности в том, что, подобно ядерно-физическим и химическим реакциям, ход, направление, результаты, виды возможных и невозможных онто- и филогенетических биологических реакций и процессов[1] контролируются общими, а также специфическими, биологическими, законами сохранения. Естественно искать последние прежде всего там, где сохранение лежит в самих основах явления: при смене поколений и форм жизни — в явлениях наследственности и изменчивости. Здесь изменчивое — смену поколений, форм жизни и т. д., по-видимому, рано или поздно удастся представить в виде различных математических групп преобразований, а наследственное, сохраняющееся — как их инварианты. Очевидно, довольно строгим, хотя и приблизительным биологическим законом сохранения можно считать установленный еще Грегором Менделем тот факт, что «признаки (свойства) организма наследуются отдельно и при скрещивании не исчезают в поколениях, а сохраняются» (цит. по: М. Е. Лобашев 1967 : 124). Очень возможно, что закон естественного отбора также один из последних. Безусловно, исследования в этом направлении должны вестись с учетом достижений молекулярной биологии. Отрадно, что некоторые теоретико-групповые подходы в этом направлении уже сделаны (Rosen, 1960; Shikata Morikazu, 1963, 1964; Klem, 1964; Rashevsky, 1964, 1965; Shelling, 1964; Shikata S., 1964).

Такой анализ предмета биосимметрики позволяет предвидеть ее будущую дифференциацию на зоо- и фитосимметрику, а также на математическую, физическую, химическую, генетическую биосимметрики; предметы изучения некоторых из них будут аналогичны предметам математической кристаллографии, кристаллофизики, кристаллохимии, кристаллографии.

Вопросы, требующие дальнейшего изучения

Во-первых, нужно разносторонне изучить виды изомерии (полиморфизма) — микроорганизмов, животных, растений, отдельных их органов, тканей, клеток, органелл, биополимеров, молекул, элементарных частиц, различных сообществ организмов. У всех этих организмов и их «частей» изомерия возможна, о чем свидетельствуют хотя бы обобщающие работы по правизне и левизне у животных (Ludwig, 1932), растений (Урманцев, 1963б), биогенных молекул и отчасти микроорганизмов (Гаузе, 1940).

---

[1] Под биологическими реакциями можно было бы понимать различного рода скрещивания организмов. В качестве компонентов и продуктов реакции здесь выступают, таким образом, организмы и их части. Такое понимание биологических реакций ни в коем случае не отменяет обычного их понимания как ответа, изменения состояния организмов при воздействии внешних и внутренних факторов.

Во-вторых, важно изучение типов биоизомерии с точки зрения основных вопросов теории этого явления а) чисел, строения, видов; б) частоты встречаемости, характера статистик; в) свойств; г) причин изомерии; д) онто- и филогенетической таутомерии, условий ее осуществления.

В-третьих, нужно исследовать изомерию цветка при различных формах наложения цветолистиков — от бутона до полностью опавшего; циклических, гемициклических, ациклических, с одинаковыми или в той или иной мере различными цветолистиками.

В-четвертых, теоретически и практически важно изучение биоизомеров с точки зрения их свойств. История открытий химической и физической изомерии показывает, что изомерия молекул и атомных ядер обнаруживалась первоначально как неодинаковость свойств при одном и том же составе и лишь позднее выявлялась структурная основа этой неодинаковости. Судя по принципу диссимметрии жизни (Урманцев, 1963а, 1963б; 1966б), а также известному структурному и динамическому единству природы (Урманцев, 1964а), биоизомеры также неодинаковы по ряду свойств. В таком случае целеустремленное изучение их с этой стороны имело бы не только теоретическое, но и практическое — генетическое, селекционное, фармакологическое, словом, промышленное и сельскохозяйственное значение. Первые результаты со злаковыми, зернобобовыми (Сулима, 1963; Сулима, Буюкли, 1963; Буюкли, 1963; Кизилова, Строна, 1967), сахарной свеклой (Никулин, 1967), кокосовой пальмой (Davis, 1962, 1963, 1964а) весьма обнадеживающи. Правда, в этих работах изомерия в явном виде еще не учитывается. Здесь, таким образом, еще одно поле для новых и интересных исследований.

ЛИТЕРАТУРА

Белов Н. В. (1967). Физические основы геометрической кристаллографии. В сб.: Структура и формы материи. — Бернал Дж. (1969). Происхождение жизни. — Буюкли П. И. (1963). Изучение явления диссимметрии у зернобобовых. Изв. АН Молд. ССР, сер. биолог. и сельскохоз. наук, 6. — Вавилов Н. И. (1966). Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Избр. соч. — Гаузе Г. Ф. (1940). Ассимметрия протоплазмы. — Джуа М. (1966). История химии. — Догель В. А. (1954). Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. — Заварзин А. А. (1950). Очерки по эволюционной гистологии нервной системы. Избр. тр., 3. — Заварзин А. А. (1953). К сравнительной гистологии крови и соединительной ткани. Избр. тр. 2. — Кизилова Е. Г., И. Г. Строна. (1967). Некоторые физиологические особенности диссимметрических семян кукурузы. Селекция и семеноводство, 5. — Комиссаров Я. Ф. (1962). Изомерия химических соединений. Физич. энциклопед. словарь. — Комиссаров Я. Ф. (1963). Изомерия. Кратк. химич. энциклопедия. — Корсунский М. И. (1954). Изомерия атомных ядер. — Кренке Н. П. (1933—1935). Морфогенетическая изменчивость, 1. — Курчатов И. В., Л. И. Русинов. (1947). Изомерия атомных ядер. В кн.: Юбилейный сборник, посвященный 30-летию Великой Октябрьской социалистической революции. — Леппик Е. Е. (1969). Гомологические и аналогические ряды в эволюции типов цветков. Генетика, 5,5. — Лобашев М. Е. (1967). Генетика. 2-е изд. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — Матиенко Б. Т. (1967). Сравнительная анатомия и ультраструктура плодов тыквенных. Автореф. докт. диссерт. — Никулин А. В. (1967). О диссимметрии плодов сахарной свеклы. Сельскохоз. биолог., 2, 1. — Овчинников Н. Ф. (1966). Принципы сохранения. — Пехов А. П. (1967). Половой фактор репликации ДНК бактерий. Успехи соврем. биолог., 63, 3. — Реутов О. А. (1964). Теоретические основы органической химии. — Русинов Л. И., Г. М. Драбкин. (1958). Ядерная изомерия и структура атомных ядер. Успехи физич. наук, 64, 1. — Сулима Ю. Г. (1963). Изучение явления диссимметрии у кукурузы. Изв. АН Молд. ССР, сер. биолог. и сельскохоз. наук, 6. — Сулима Ю. Г., П. И. Буюкли. (1963). Изучение явления диссимметрии у пшеницы. Изв. АН Молд. ССР, сер. биолог. и сельскохоз. наук, 6. — Урманцев Ю. А. (1963а). Фитодиссимметрия. Автореф. канд. диссерт. — Урманцев Ю. А. (1963б). Фитодиссимметрия. Канд. диссерт., М. — Урманцев Ю. А. (1963в). О видах диссимметрии в природе. Биофизика, 8, 1. — Урманцев Ю. А. (1964а). О философском и естественнонаучном значении некоторых проявлений правизны и левизны в живой природе. В сб.: О сущности жизни. — Урманцев Ю. А. (1964б). О значении для философии проявлений симметрии в природе. Вопросы философии, 4. — Урманцев Ю. А. (1965). Биосимметрика. Симметрия и диссимметрия цветков растений. Изв. АН СССР, сер. биолог, 1. — Урманцев Ю. А. (1966а). Взаимоявления в природе и аллелопатия. В сб.: Физиолого-биохимические основы взаимного влияния растений в фитоценозе. — Урманцев Ю. А. (1966б). О свойствах *D* и *L* модификаций биологических объектов. Успехи соврем. биолог., 3. — Урманцев Ю. А. (1967). О статистической сущности биологических объектов. 1. Основные приемы биометрии. Физиолог. растений, 14, 2. — Урманцев Ю. А. (1968а). Биологическая изомерия. Вестн. АПН «Научная мысль», 4. — Урманцев Ю. А. (1968б). Поли- и изоморфизм в живой и неживой природе. Вопросы философии, 12. — Урманцев Ю. А. (1968в). Золотое сечение. Природа, 11. — (Урманцев Ю. А.). Urmanzew Iu. A. (1969). Biologische Isomerie. Ztschr. Ideen des exakten Wissens. Wissenschaft und Technik im Sowietunion, 5. — Урманцев Ю. А., А. М. Смирнов. (1962). О правых и левых корнях у растений. Бот. журн., 8. — Урманцев Ю. А., Ю. П. Трусов (1961). О свойствах времени. Вопросы философии, 5. — Физер Л. и М. Физер. (1966). Органическая химия, I. — Шубников А. В. (1940). Симметрия. — Cunnell G. J. (1958). Aestivation in *Ranunculus repens* L. New Phytol., 57, 3. — Cunnell G. J. (1959). The arrangement of sepals and petals in *Parnassia palustris* L. Ann. Bot., 23, 91. — Cunnell G. J. (1964). Further observations on aestivation on *Ranunculus repens* L. New Phytol., 63, 1. — Davis T. A. (1962). Asymmetry and Yield in *Cocos nucifera* L. Experientia, 18, 321. — Davis T. A. (1963). The dependence of yield on asymmetry in coconut palms. J. Genetics, 58, 2. — Davis T. A. (1964a). Possible geo-physical influence on asymmetry in coconut and other plant. Second session held in Colombo, Ceylon 30 Novemb. — 8 Decemb. Indian Statistical Inst., Calcutta, 35. — Davis T. A. (1964б). Aestivation in *Malvaceae*. Nature, 201 : 4918. — Davis T. A. (1964в). Floral asymmetry in *Malvaceae*. Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., 61, 2. — Davis T. A. (1964г). Leaf spiral and yield in Coconuts. Nature, 204 : 4957. — Davis T. A. (1966). Floral structure and stamens in *Bombax ceiba* L. Journ. Genetics, 59, 3. — Eichler A.W. (1875). Blütendiagramme konstruirt und erläutert. I. — Eichler A. W. (1878). Blütendiagramme. 2. — Ford E. B. (1961). The theory of genetic polymorphism. Sympos. Roy. Entomol. Soc. London, 1. — Ford E. B. (1965). Genetic polymorphism. — Ford E. B. (1966). Genetic polymorphism. Proc. Roy. Soc., 164, 995. — Gray A. (1875). Aestivation and terminology. Amer. Journ. Sci., 3-rd ser., 10 : 339. — Hahn O. (1921). Über eine neue radioaktive Substanz im Uran. Chem. Berichte, 54 : 1131. — Henslow G. (1880). On the origin of floral aestivations. With notes on the structure of the Cruciferous flower, on that of *Adoxa*, and on the corolla of *Primula*. Trans. Linn. Soc. London (Bot.)., 2-nd ser., 1, 177. — Klem Uwe. (1964). Mathematisch-biologische Probleme. Zur mathematischen Behandlung biologischer Probleme. R. Rosen, Theorie der genetischen Codierung. Prax. Math., 6. 1. — Kourtchatov B. V., I. V. Kourtschatov, L. Mousowski, L. Roussinow. (1935). Sur un cas de radioactivité artificielle provoquée par un bombardement de neutrons, sans capture du neutron. Compt. Rend., 200 : 1210. — Leppik E. E. (1965). Floral evolution in the *Ranunculaceae*. Iowa state. Journ. Sci., 39, 1. — Ludwig W. (1932). Das rechts-links Problem im Tierreich und beim Menschen. — Rashevsky N. (1964). Sore remarks on Rosen's quantum-mechanical approach to genetics. Bull. Math. Bioph., 26, 2. — Rashevsky N. (1965). The representation of organismus in terms of predicates. Bull. Math. Biophys., 27, 4. — Riley L. A. M. (1923). Variable aestivations of *Ranunculus bulbosus* and *R. acer*. Journ. Bot., London, 41, 209. — Rosen R. (1960). A quantum-theoretic approach to Genetic problems. Bull. Math. Biophys., 22, 3. — Schelling H. (1964). On experienced space and time. Bioastronautics, — Schoute J. C. (1935). On corolla aestivations and phyllotaxis of floral phyllomes. Verh. Akad. Wet. Amst. Afd. Naturkuunde (b), 34, 4. — Sinclair J. H. a. B. I. Stevens. (1966). Circular DNA Filaments from mouse mitochondria. Proc. Nat. Akad. Sci. USA, 56, 2. — Shikata Morikazu. (1963). Representation and calculation of selfed population by group ring. Journ. Theor. Biol., 5, 1. — Shikata Morikazu. (1964). Group representation of genetic recombination. Bull. Math. Biophys., 26, 1. — Shikata S. (1964). Представление генотипов с помощью групповых колец. Нихон буцури гаккай. Дай 18 кай нэнкай коэн ёкосю, 4 : 579. — Soddy F. (1917). The complexity of the chemical elements. Nature, 99 : 414 a, 433. — Stahl F M., C. M. Steinberg. (1964). The theory of formal phase genetics for circular maps. Genetics, 50, 4. — Streisinger G., R. C. Edgar, G. H. Deuhardt. (1964). Chromosome structure in phage T 4. 1. Circularity of the linkago map. Proc. Nat. Akad. Sci. USA, 51, 5.

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева АН СССР.

(Получено 23 I 1968).

SUMMARY

1. On the basis of the permutational nature of isomery, the general theory of isomery is developed. The indispensability of the initiation of isomery in any realm of nature is proved, namely of disymmetrical, non-disymmetrical and disymmetrico—non-isymmetrical isomery that are the particular instances of three new classes of isomery (conformative, non-conformative, both conformative and non-conformative; tautomeric and/or non-tautomeric, transitional from tautomeric to non-tautomeric) and of specific, in particular, biological laws of conservation.

2. These principles are verified in detail, both mathematically and by ample factual evidence, with respect to corollas and calyces of flowers. The necessity of depicting (in general cases) the structure and symmetry of flowers not by a single diagram, but in consequence of isomery (polymorphism), by a number of diagrams corresponding to the number of groups of symmetry.

3. The relationship of the theory of isomery with the general theory of systems is shown. The inferences from the mathematicoaxiomatical elaboration of the latter are the laws of isomerization, polymorphization, congruence (parallelism) making it possible, proceeding from common positions, to generalize and to explain numerous facts pertaining to nature, both animate and inanimate, and to make certain predictions.

УДК 581.526.533/581.526.426

Б. Н. Норин

О ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СТРУКТУРЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ ГРУППИРОВОК ЛЕСОТУНДРЫ

С 5 рисунками

B. N. NORIN. ON THE FUNCTIONAL STRUCTURE OF PLANT AGGREGATIONS IN THE FOREST-TUNDRA ZONE.

Вопросы фитоценотических связей растений в растительных группировках Крайнего Севера являются наименее изученными.

Настоящее сообщение является частью результатов работы в данном направлении, проведенной в лесотундре северо-востока Коми АССР. Установление взаимосвязей растений производилось нами как экспериментальным путем, так и статистической обработкой массовых описательных данных.

Терминология и методика. Термин *растительная группировка* применяется нами для любых (фитоценотически ассоциированных — синузий и фитоценозов и неассоциированных) сочетаний растений на данной площади. По размерам выделяются *микрогруппировки* — сочетания растений, занимающие участки протяженностью до 1—2 м, редко более. Оба эти термина могут употребляться для обозначения как многоярусных растительных образований, так и для одноярусных (в последнем случае на данной площади может быть несколько одноярусных группировок — в разных ярусах). Большей частью термин «группировка» употребляется нами для обозначения образований, по размерам соответствующих фитоценозу; для их описания применялись *большие площадки* приблизительно 5×10 м. Большие площадки служили также для характеристики синузий кустарникового и древесного ярусов. *Маленькие площадки* 0.10×0.25 м служили для описания микрогруппировок, в том числе синузий моховолишайникового и травяно-кустарничкового ярусов. *Синузия* — это простейшая, ценотически обусловленная (т. е. регулируемая в известной степени самими растениями), более или менее (иногда полностью) ценотически обособленная группировка растений, в которой существует однотипность взаимоотношений определенных групп растений между собой и со средой на всем протяжении данной группировки. Под *функциональной структурой* мы понимаем систему взаимосвязей между компонентами растительной группировки. Термин «функциональная структура» не нов, в геоботанике его впервые, вероятно, употребил В. В. Мазинг (1966), различая понятия морфологической структуры биоценоза и его функциональной структуры. Т. А. Работнов (1965) поддерживает такое разделение, предлагая еще новое понятие — конституционной структуры, под которой понимается флористический состав и численность и состав популяций компонентов; она определяет количественные соотношения видов и морфологическую структуру ценозов. Х. Х. Трасс (1968) выделяет в фитоценозе морфологические и функциональные элементы.

Экспериментальное изучение взаимозависимостей растений было проведено в четырех растительных группировках: в лишайниково-моховой кустарничковой эрозионно-солифлюкционной пятнистой тундре, в ерниковой плевроциево-политриховой бугорковой тундре, в политрихово-плевроциевом чернично-вороничном березовом редколесье и в плевроциево-сфагново-политриховом чернично-воронично-осочковом еловом редколесье с *Betula nana*. Эти группировки в дальнейшем изложении для краткости называются пятнистой тундрой, ерниковой тундрой, березовым редколесьем и еловым редколесьем. Детальное описание данных группировок было опубликовано ранее (Полозова, 1962; Норин и Рахманина, 1963). Экспериментальные опытные площадки размером 1×2 м размещались, насколько это было возможно при существующей неоднородности растительного покрова и нанорельефа, в сходных условиях. Схема эксперимента была принята обычная при данных исследованиях, о ней можно судить по приводимым таблицам. Повторность опыта двукратная (иногда четырехкратная). В опытах с елью и березой производилась посадка 20 экз. подроста ели *Picea obovata* или 10 экз. березы *Betula pubescens* на 1 площадку. У кустарников и кустарничков измерялось 50 годичных побегов на каждой площадке. В ряде вариантов в год постановки эксперимента (1960 г.) и повторно в 1965 г. производилась зарисовка размещения растений кустарникового, травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов на площадках 0.5×0.5 м.

Массовые описательные данные для статистической обработки были получены на трансекте длиной около 2 км, заложенном в лесотундре на водораздельной части правобережья р. Усы на крайнем северо-востоке Коми АССР. Вдоль трансекта учитывались все растительные группировки, границы между которыми устанавливались по изменению пространственной (морфологической) структуры любого из ярусов. В связи с тем, что протяженность группировок по трансекту была различной (от 5 до 30 м), в них закладывалось различное количество крупных площадок 5×10 м (трансект разбивался на 5-метровые отрезки). Внутри каждой крупной площадки закладывалось по 20 мелких (10×25 см) при случайном их размещении. На последних с помощью рамки, разделенной на 10 квадратов, учитывалось проективное покрытие всех растений мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов. Проективное покрытие видов этих ярусов на крупных площадках рассчитывалось как среднее из заложенных на них 20 мелких площадок. У видов древесного и кустарникового ярусов глазомерно определялась сомкнутость крон в целом по группировке. Полученные данные (по 330 крупным площадкам и 6600 мелким) обрабатывались статистическими методами. Для установления связей между видами в группировках и микрогруппировках, а также между микрогруппировками (синузиями) было принято целесообразным подсчитывать корреляционные отношения (η). Этот коэффициент, изменяющийся в пределах от 0 до 1, показывает, насколько велико влияние того или иного фактора на изучаемый вид или микрогруппировку определенного типа. Как воздействующие факторы нами изучались другие виды, микрогруппировки и ярусы. Обсуждение некоторых методических вопросов использования данного коэффициента будет приведено при изложении результатов. Корреляционные отношения на мелких площадках были вычислены у доминирующих и имеющих высокую константность видов. При подсчетах коэффициентов у видов травяно-кустарничкового яруса в обработку были включены только площадки, на которых общее проективное покрытие всех видов яруса было не менее 20%. При этом мы исходили из того, что при малой сомкнутости растений соотношение между видами будет случайным вследствие слабости или отсутствия фитоценотических взаимоотношений между ними, и включение данных по этим площадкам затушует или даже исказит истинные закономерности. Таким образом, в обработку были включены лишь площадки, заложенные в синузиях. У видов мохово-лишайникового яруса низшим пределом проективного покрытия было принято 30%. Соотношение площадей синузий разных типов на крупных площадках принималось равным соотношению количества мелких площадок, относимых к тому или иному типу синузий (принципы классификации синузий в данной статье не рассматриваются).

При работе учитывался лишь один показатель фитоценотической значимости видов в группировках — проективное покрытие растений. Другие показатели (масса, объем и др.), возможно, могли бы более точно отразить роль данного вида, но вследствие чрезвычайной трудоемкости определение этих величин не могло нами проводиться. Вполне естественно, что не мог быть учтен и такой показатель, как масса (вес) корней каждого вида, несмотря на то что корневая конкуренция является одной из важных форм взаимодействия растений в лесотундре. Мы считаем это недостатком проведенной работы, что, возможно, отразилось на некоторых результатах. Правда, исследования, проведенные в иных типах растительности (Раменский, 1938; Ярошенко, 1961; Ипатов, 1962), показывают, что проективное покрытие растений хорошо коррелирует с другими показателями значимости видов в группировках.

Анализ полученных с помощью статистических методов данных о взаимоотношениях растений и микрогруппировок позволяет сделать некоторые выводы и высказать ряд предположений.

Одним из основных заключений по данным табл. 1 является то, что между видами одного яруса существует более тесная зависимость, чем между видами разных ярусов. Корреляционные отношения отдельных видов мхов между собой составляют величины порядка 0.20—0.50, тогда как зависимость мхов от отдельных видов травяно-кустарничкового яруса чрезвычайно слаба (η=0.07—0.11). О большем взаимовлиянии растений одного яруса по сравнению с взаимодействием растений разных ярусов свидетельствует и график изменения проективного покрытия *Pleurozium schreberi* при увеличении покрытия отдельных видов мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов (рис. 1). Подобная закономерность существует и у видов травяно-кустарничкового яруса (табл. 1). Зависимость *Vaccinium myrtillus*, *Empetrum hermaphroditum* и *Carex globularis* от суммы всех остальных видов травяно-кустарничкового яруса выражается величинами порядка 0.4—0.6, а от мохово-лишайникового яруса порядка — 0.2—0.4. Эта закономерность также отчетливо прослеживается по кривым изменений проективных покрытий данных видов (рис. 2) и проективного покрытия в целом травяно-кустарничкового яруса (рис. 3). Величины, отмечающие связь отдельных видов трав и кустарничков внутри яруса, довольно низки, но корреляционные отношения этих растений с видами мохово-лишайникового яруса еще меньше.

Данная закономерность, т. е. то, что виды имеют наиболее тесные взаимосвязи внутри своего яруса, является основанием для утверждения существования относительно самостоятельных одноярусных синузий в растительном покрове Крайнего Севера. Это означает, что при гомогенных на некотором протяжении условиях среды возникающие совокупности растений в основном будут зависеть от взаимоотношений, складывающихся внутри яруса, а не от взаимоотношений видов разных ярусов. Другие ярусы, несомненно, накладывают свой отпечаток на состав и соотношения видов синузии; относительное их влияние будет тем сильнее, чем слабее взаимосвязь растений в данной синузии. Поэтому, например, состав и соотношения видов в синузиях мохово-лишайникового яруса в лесотундре будут значительно более независимы от растений других ярусов, чем состав синузий травяно-кустарничкового яруса. Следует ожидать большей неустойчивости состава последних в разных многоярусных растительных группировках.

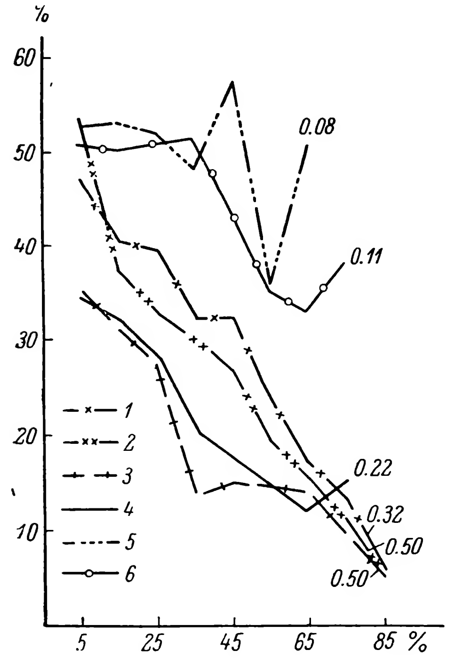


Рис. 1. Зависимость проективного покрытия *Pleurozium schreberi* от покрытия некоторых видов мохово-лишайникового и травяно-кустарничкового ярусов в микрогруппировках.

Кривые — изменение проективного покрытия *Pleurozium schreberi* при воздействии: *1* — *Polytrichum commune*; *2* — *Polytrichum strictum*; *3* — *Sphagnum robustum*; *4* — *Stereocaulon paschale*; *5* — *Empetrum hermaphroditum*; *6* — *Carex globularis*. *По оси ординат* — проективное покрытие изучаемого вида; *по оси абсцисс* — проективное покрытие воздействующего вида. *Цифры у кривых* — величины корреляционных отношений.

При данном анализе корреляционных отношений возникает вопрос о правильности интерпретации полученных данных — не являются ли они отражением лишь экологии растений? Сопоставление ряда результатов позволяет ответить на этот вопрос отрицательно. Если бы корреляционные отношения отражали только экологию видов, то в ряде случаев наблюдались бы положительные связи растений, когда при изменении какого-либо фактора среды происходит параллельное увеличение или уменьшение проективных покрытий двух сравниваемых видов. Однако просмотр всех графиков, часть из которых приведена (рис. 1—3), свидетельствует, что все изученные виды отрицательно реагируют на присутствие других растений. В большей или меньшей степени, но всегда наблюдается уменьшение проективного покрытия изучаемого растения при увеличении обилия другого, даже относящегося к иному ярусу. Можно с большой долей уверенности предполагать, что это является всеобщей закономерностью во взаимоотношениях растений в элементарных растительных группировках типа синузий. При этом, однако, также с большой долей достоверности можно предполагать, что для ряда растений угнетающее влияние других растений является не наибольшим «злом»; значительно более отрицательным для них будет прямое, не преобразованное растениями, воздействие неблагоприятной абиотической среды.

Мы попытались также выяснить связи, существующие в более крупных группировках типа фитоценозов. Для этого подсчитывались корреляционные отношения проективных покрытий видов и корреляционные отношения площадей синузий разных типов на крупных площадках. При подсчетах мы исходили из того, что на интенсивность и характер взаимосвязей между растениями величина площади не должна оказывать влияния. Однако при этом должно быть соблюдено условие, что среда на мелких и крупных площадках остается неизменной, а также то, что взаимное расположение растений однотипно (при увеличении расстояний между растениями сила взаимовлияний несомненно уменьшается). Соблюдение указанных условий при принятой нами методике было достигнуто тем, что проективные покрытия видов на крупных площадках подсчитывались как средние из 20 заложенных на них мелких площадок. В связи с этим корреляционные отношения покрытий видов на крупных площадках должны были иметь те же значения, что и на мелких. Различие же корреляционных отношений должно было служить показателем изменения взаимотношений видов, т. е. того, что на крупных площадках (в группировках типа фитоценозов) имеются еще иные формы взаимодействий растений, иные пути их влияния друг на друга по сравнению с существующими на мелких площадках (в синузиях), что более сложным растительным группировкам присущи закономерности, не свойственные элементарным.

Полученные нами корреляционные отношения проективных покрытий видов на крупных площад-

ТАБЛИЦА 1

Корреляционные отношения (η) проективных покрытий видов и ярусов на мелких площадках

Изучаемые виды и ярусы		Воздействующие факторы										
		травяно-кустарничковый ярус	мохово-лишайниковый ярус	виды травяно-кустарничкового яруса			виды мохово-лишайникового яруса					
				Vaccinium myrtillus	*Empetrum hermaphroditum*	*Carex globularis*	*Pleurozium schreberi*	*Polytrichum commune*	*Polytrichum strictum*	*Sphagnum robustum*	*Stereocaulon paschale*	*Cladonia sylvatica*
Травяно-кустарничковый ярус		×	0.57	0.38	0.48	0.47	0.18	0.10	0.28	—	—	—
Мохово-лишайниковый ярус		0.59	×	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Виды травяно-кустарничкового яруса	*Vaccinium myrtillus*	0.44	0.22	×	0.17	0.15	—	0.11	—	—	—	—
	Empetrum hermaphroditum	0.48	0.30	0.17	×	0.23	0.07	0.07	—	—	—	—
	Carex globularis	0.61	0.43	0.18	0.27	×	0.12	0.10	—	—	—	—
Виды мохово-лишайникового яруса	*Pleurozium schreberi*	0.18	—	0.08	0.08	0.11	×	0.32	0.50	0.50	0.22	0.25
	Polytrichum commune	0.10	—	0.09	0.07	0.11	0.37	×	0.24	0.48	0.23	0.21
	P. strictum	0.27	—	—	—	—	0.48	0.16	×	0.48	0.29	0.21
	Sphagnum robustum	—	—	—	—	—	0.50	0.43	0.44	×	—	—
	Stereocaulon paschale	—	—	—	—	—	0.31	0.19	0.27	—	×	—
	Cladonia sylvatica	—	—	—	—	—	0.25	0.19	0.25	—	—	×

Примечание. Приводятся только достоверные корреляционные отношения.

ках значительно отличаются от их величин на мелких площадках (табл. 2). В связи с тем что никаких новых условий, которые могли бы повлиять на результаты при подсчетах коэффициентов на крупных площадках, внесено не было (крупная площадка — сумма 20 мелких), интенсивность взаимодействия видов не могла измениться. Значит, полученные нами данные свидетельствуют, что в группировках типа фитоценозов имеются еще иные формы взаимодействий растений по сравнению с элементарными группировками. Это явление расшифровывается цифрами той же таблицы. При сравнении коэффициентов, имеющих достоверные разницы (а только их и можно сравнивать), выявляется, что корреляционные отношения покрытий видов на крупных площадках всегда по величине находятся между корреляционными отношениями покрытий видов на мелких площадках и корреляционными отношениями

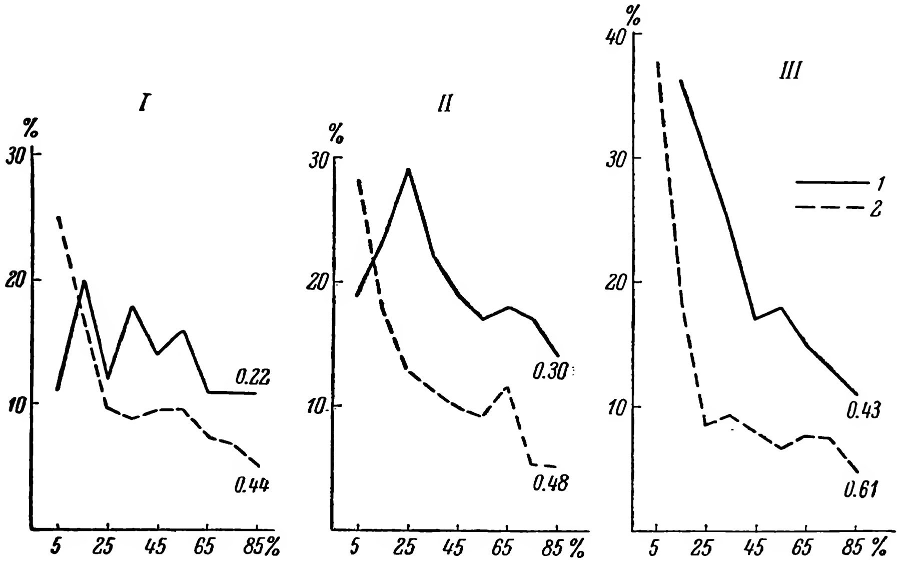


Рис. 2. Зависимость проективного покрытия видов травяно-кустарничкового яруса от суммарного покрытия растений отдельных ярусов в микрогруппировках.

Изучаемые виды: *I* — *Vaccinium myrtillus*; *II* — *Empetrum hermaphroditum*; *III* — *Carex globularis*. *Кривые* — изменение проективного покрытия изучаемого вида при воздействии: *1*—мохово-лишайникового яруса; *2*—суммы остальных видов травяно-кустарничкового яруса.

площадей синузий на крупных площадках. Отсюда становится ясным, что корреляционные отношения проективных покрытий видов на крупных площадках являются величинами, отражающими частично взаимоотношения между видами и частично взаимоотношения между элементарными растительными группировками — синузиями. Отсюда также возможно заключить, что в растительном покрове индивидуальные взаимоотношения растений не являются единственной формой взаимосвязей, а существуют еще взаимодействия группировок (в данном случае синузий). Последние представляют собой нечто целое, воздействующее всей совокупностью растений на «уровень» других синузий. Конкретные формы влияний, вероятно, разнообразны, как и индивидуальные взаимодействия растений. Познать эти формы возможно лишь рассматривая каждую из синузий как структурную целостную единицу. Таким образом, данные табл. 2, кроме того, являются также подтверждением реальности относительно самостоятельных фитоценологических единиц — одноярусных синузий.

Необходимо обратить внимание на чисто методический вопрос, возникающий при ознакомлении с данными табл. 2. Не является ли увеличение (уменьшение) величин корреляционных отношений покрытий видов на крупных площадках по сравнению с мелкими просто математическим следствием группирования мелких площадок? Для проверки этого предположения нами были вычислены корреляционные отношения средних покрытий видов по группам из 10 и 20 территориально разобщенных мелких площадок. Полученные величины (табл. 3) показывают, что объединение мелких площадок в группы (крупные площадки) не оказывает влияния на корреляционные отношения анализируемых нами объектов, поэтому мы имеем право утверждать существование взаимодействий синузий при анализе табл. 2.

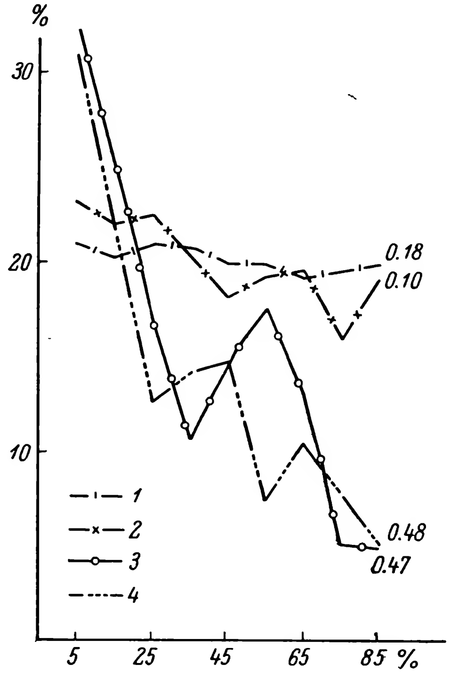


Рис. 3. Зависимость проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса от проективного покрытия некоторых видов в микрогруппировках.

Кривые — изменение проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса при воздействии: *1* — *Pleurozium schreberi*; *2* — *Polytrichum commune*; *3* — *Carex globularis*; *4* — *Empetrum hermaphroditum*.

Степень зависимости между синузиями имеет иные величины, чем между видами. Если виды наиболее сильно взаимодействуют внутри своего яруса, то у синузий это наблюдается не всегда (табл. 2). Но взаимоотношения синузий отличаются от взаимоотношений видов не только силой взаимовлияний. По характеру кривых, приведенных на рис. 4 и 5, видно, что между синузиями разных ярусов существуют и положительные связи, чего не наблюдалось у изученных видов. Так, синузии *Pleurozium schreberi* положительно коррелируют с древесным и кустарниковым ярусами, т. е. площади, занятые этими синузиями, увеличиваются при увеличении сомкнутости деревьев и кустарников. Однако данное явление нельзя понимать так, что покрытие *Pleurozium schreberi* как вида должно увеличиваться на единице площади с увеличением сомкнутости древесного или кустарникового ярусов. Наблюдаются, казалось бы, парадоксальные явления, как например то, что *Polytrichum commune* (вид) на мелких площадках отрицательно коррелирует с травяно-кустарничковым ярусом, но в то же время площади синузий *Polytrichum commune* увеличиваются при увеличении сомкнутости травяно-кустарничкового яруса — площади

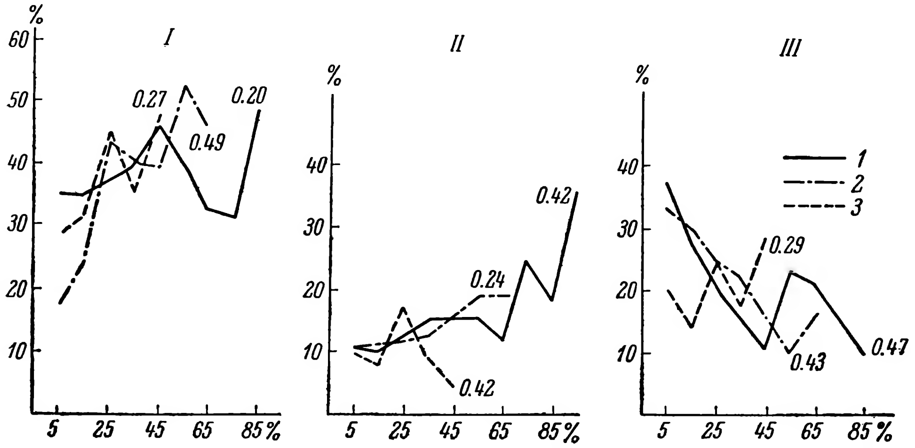


Рис. 4. Изменение площадей синузий некоторых типов под влиянием отдельных ярусов.

Изучаемые синузии: *I* — *Pleurozium schreberi*; *II* — *Polytrichum commune*; *III* — *Polytrichum strictum*. *Кривые* — изменение площадей изучаемых синузий при воздействии: *1* — травяно-кустарничкового яруса; *2* — кустарникового яруса; *3* — древесного яруса.

ТАБЛИЦА 2

Сравнение корреляционных отношений проективных покрытий видов на мелких площадках (η_1), проективных покрытий видов на крупных площадках (η_2) и площадей синузий разных типов на крупных площадках (η_3)

Изученные виды, синузии и ярусы	Воздействующие факторы (ярус, синузия или вид)																				
	травяно-кустарничковый ярус			*Vaccinium myrtillus*			*Empetrum hermaphroditum*			*Carex globularis*			*Pleurozium schreberi*			*Polytrichum commune*			*Polytrichum strictum*		
	η_1	η_2	η_3	η_1	η_2	η_3	η_1	η_2	η_3	η_1	η_2	η_3	η_1	η_2	η_3	η_1	η_2	η_3	η_1	η_2	η_3
Травяно-кустарничковый ярус				0.38	0.40	0.31	0.48	0.59	0.51	0.47	0.55	0.38	0.18	0.24	0.27	0.10	0.26	0.27	0.28	0.45	0.48
Vaccinium myrtillus	0.44	0.33	0.23				0.17	0.23	0.17	0.15	0.31	0.35	—	—	—	0.11	0.33	0.44	—	—	—
Empetrum hermaphroditum . . .	0.48	0.46	0.36	0.17	0.24	0.20				0.23	0.50	0.38	0.07	0.30	0.38	0.07	0.13	0.17	—	—	—
Carex globularis	0.61	0.46	0.36	0.18	0.28	0.33	0.27	0.41	0.40				0.12	0.22	0.55	0.10	0.14	0.26	—	—	—
Pleurozium schreberi	0.18	0.25	0.20	0.08	0.17	0.19	0.08	0.29	0.35	0.11	0.26	0.35				0.32	0.23	0.18	0.50	0.44	0.53
Polytrichum commune	0.10	0.21	0.42	0.09	0.12	0.38	0.07	0.18	0.14	0.11	0.16	0.15	0.37	0.20	0.24				0.24	0.25	0.27
P. strictum	0.27	0.40	0.47	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0.48	0.40	0.55	0.16	0.25	0.23			

Примечание. Скобками соединены коэффициенты, имеющие достоверную разницу (t рассчитывались по m_η).

ТАБЛИЦА 3

Корреляционные отношения покрытий видов на мелких и крупных (при случайном группировании) площадках

Зависимые и воздействующие виды	Мелкие площадки $n = 800$	Крупные площадки (из 10 случайных мелких) $n = 80$	Крупные площадки (из 20 случайных мелких) $n = 40$
Pleurozium schreberi от *Polytrichum commune*	0.37	0.35	0.45
Polytrichum commune от *Pleurozium schreberi*	0.42	0.42	0.47
Vaccinium myrtillus от *Pleurozium schreberi*	0.25	0.17	0.27
Pleurozium schreberi от *Vaccinium myrtillus*	0.22	0.11	0.23

синузий данного типа увеличиваются, а покрытие этих растений в синузиях уменьшается. Объяснить такое явление можно, вероятно, лишь при изучении механизмов взаимовлияния синузий.

Из итогов экспериментального изучения взаимовлияний растений также отметим лишь наиболее важные, те, что необходимы будут для некоторых общих выводов.

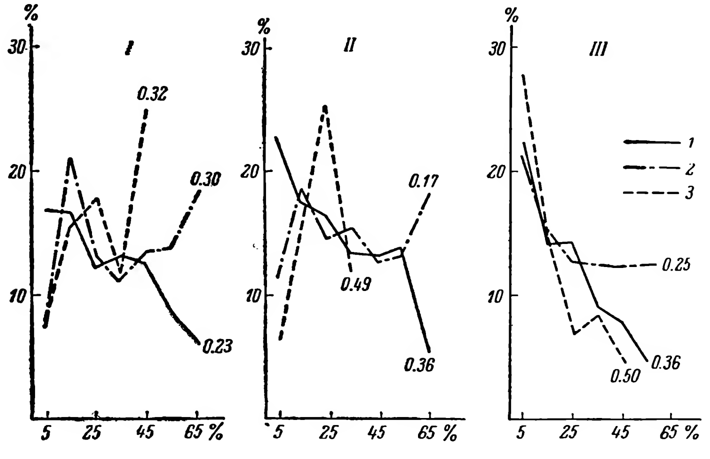


Рис. 5. Изменение площадей синузий некоторых типов под влиянием отдельных ярусов.

Изучаемые синузии: *I* — *Vaccinium myrtillus*; *II* — *Empetrum hermaphroditum*; *III* — *Carex globularis*. *Кривые* — изменение площадей изучаемых синузий при воздействии: *1* — суммы остальных синузий травяно-кустарничкового яруса; *2* — кустарникового яруса; *3* — древесного яруса.

В кустарниковой (ерниковой) тундре снятие влияния основного доминанта *Betula nana* не оказало сколько-нибудь существенного влияния на растения остальных ярусов — не наблюдалось увеличения прироста кустарничков и саженцев ели и березы (табл. 4 и 5). Эффект был заметен лишь по увеличению участия в покрове *Deschampsia flexuosa* и *Carex globularis*. Это подтверждает предыдущее наше заключение о слабом взаимовлиянии отдельных растений разных ярусов, а кроме того, говорит о том, что нельзя преувеличивать эдификаторную роль карликовой березки в ерниковых тундрах.

ТАБЛИЦА 4

Годичные приросты ($M \pm m$ мм) саженцев ели и березы на опытных площадках. 1965 г.

Вариант опыта	Пятнистая тундра		Ерниковая тундра		Березовое редколесье		Еловое редколесье	
	ель	береза	ель	береза	ель	береза	ель	береза
1. Ненарушенный покров	7.0±1.1 7.2±0.8	21.5±12.0 39.0±17.3	11.9±1.4 15.6±1.4	27.0±14.0 30.1±4.9	15.8±1.4 15.8±1.7	23.6±5.8 33.0±3.1	21.4±1.5 32.0±3.1	28.5±9.6 40.8±12.8
2. Ненарушенный покров, обрезка корней вокруг площадок	— —	— —	— —	— —	32.0±3.6 32.4±3.0	68.4±12.5 91.0±10.1	22.0±2.7 26.8±2.6	39.6±10.8 53.0±9.1
3. Полное удаление покрова	— —	— —	— —	— —	11.1±1.1 12.7±1.0	9.0±2.6 24.1±9.8	11.9±0.9 14.6±1.5	36.0±10.8 41.3±11.2
4. Полное удаление покрова, обрезка корней вокруг площадок	16.1±3.0 22.4±5.7	68.8±11.1 81.4±16.8	17.9±2.7 21.5±1.8	42.5±20.9. 45.0±10.9	15.6±1.6 18.1±1.7	77.5±14.3 94.6±12.9	23.8±2.3 33.1±3.5	39.9±16.1 44.4±18.2
5. Удаление *Betula nana*, обрезка корней вокруг площадок	— —	— —	12.9±1.4 16.7±4.2	45.3±25.6 54.7±27.0	— —	— —	26.4±2.7 29.0±2.5	56.1±14.5 64.4±10.7
6. Удаление *Betula nana*, кустарничков и трав, обрезка корней вокруг площадок	15.1±2.5 22.5±3.5	76.0±28.3 88.5±27.6	— —	— —	— —	— —	— —	— —
t_{1-2}	—	—	—	—	5.0; 4.1	5.8; 2.7	—	—
t_{1-3}	—	—	—	—	2.6; —	3.4; —	6.3; 3.2	—
t_{1-4}	2.7; 2.9	2.9; —	4.2; —	—	—	5.0; 2.8	—	—
t_{1-5}	—	—	—	—	—	—	—	2.5; —
t_{1-6}	4.2; 3.0	2.2; —	—	—	—	—	—	—
t_{2-4}	—	—	—	—	4.9; 3.5	—	—	—
t_{2-5}	—	—	—	—	—	—	—	—
t_{3-4}	—	—	—	—	3.3; —	6.6; 3.1	5.9; 3.4	—
t_{4-5}	—	—	3.7; —	—	—	—	—	—

ТАБЛИЦА 5

Годичные приросты ($M \pm m$ мм) кустарников и кустарничков на опытных площадках. 1965 г.

Растительная группировка	Варианты опытов	*Betula nana*	*Vaccinium vitis-idaea*	*Vaccinium myrtillus*	*Vaccinium uliginosum*	*Empetrum hermaphroditum*
Пятнистая тундра	1. Ненарушенный покров	45.6 ±2.3	12.8 ±0.58	—	17.8 ±1.3	17.4 ±2.0
Ерниковая тундра	1. Ненарушенный покров	46.3 ±3.4 48.7 ±3.7	21.5 ±1.0 22.8 ±0.9	17.2 ±1.2 21.2 ±1.5	26.3 ±2.0 39.2 ±3.7	17.1 ±1.3 18.4 ±1.4
	2. Удаление *Betula nana*, обрезка корней вокруг площадок	— —	22.0 ±0.7 24.2 ±0.8	17.4 ±1.0 23.2 ±2.2	26.5 ±2.2	17.5 ±1.3 18.9 ±1.5
	t_{1-2}	—	2.1; —	2.4; —	—	—
Березовое редколесье	1. Ненарушенный покров	40.0 ±2.3 40.9 ±2.0	29.0 ±1.3 30.0 ±1.5	27.2 ±2.0 28.6 ±1.7	34.0 ±2.9 46.0 ±3.2	18.2 ±1.3 19.6 ±1.6
	2. Ненарушенный покров, обрезка корней вокруг площадок	51.8 ±2.8	26.9 ±1.0 28.5 ±1.3	34.7 ±2.0 41.0 ±2.0	49.0 ±3.0	21.1 ±1.6 22.9 ±2.7
	t_{1-2}	3.3; 3.2	—	4.9; 2.3	3.6; —	—
Еловое редколесье	1. Ненарушенный покров	47.1 ±2.1 49.3 ±2.6	28.2 ±1.2 31.7 ±1.2	25.8 ±2.1 31.1 ±2.1	35.5 ±2.8 37.4 ±32	19.0 ±1.5 23.0 ±1.7
	2. Ненарушенный покров, обрезка корней вокруг площадок	35.6 ±3.8 50.9 ±2.8	28.1 ±1.2 30.6 ±1.3	32.4 ±1.9 37.1 ±2.2	—	21.6 ±1.7 21.7 ±1.8
	3. Удаление *Betula nana*, обрезка корней вокруг площадок	— —	27.2 ±1.0 36.4 ±1.2	26.5 ±1.8 37.8 ±2.0	30.8 ±1.9 41.2 ±3.9	18.1 ±1.2 25.1 ±1.9
	t_{1-2}	—	—	3.6; —	—	—
	t_{2-3}	—	—	—	—	—

Аналогичный результат получен в еловом редколесье (табл. 4 и 5), где снятие влияния корневых систем ели также почти не отразилось на приростах кустарничков и подроста древесных пород. Разреженные древесный и кустарниковый ярусы наибольшее влияние оказывают здесь на *Deschampsia flexuosa* и *Carex globularis*, ограничивая их развитие и степень участия в травяно-кустарничковом ярусе. Древесный ярус определенно влияет на моховой покров, поддерживая соотношение между мхами на уровне более низкой роли *Polytrichum commune*, который увеличивает свое участие в покрове при удалении влияния корневых систем древостоя.

В березовом редколесье выявлено наиболее сильное взаимовлияние компонентов группировки. Исключение влияния корневых систем древесного яруса вызвало увеличение приростов саженцев ели и березы в 2—3 и более раз (табл. 4). Реакция кустарничков менее резкая (табл. 5), но и они дали увеличенные приросты; это особено заметно было в 1964 г. Резко реагировали на обрезку корней деревьев мощностью своего развития *Deschampsia flexuosa* и *Carex globularis*, а в лишайниково-моховом покрове наблюдалось увеличение роли *Polytrichum commune*. Но следует обратить внимание на то, что степень изменения покрова в повторностях одного варианта опыта была довольно резко различной. Ряд площадок при обрезке корней вокруг них полностью затягивался покровом *Polytrichum commune* и мощными дерновинами *Deshampsia flexuosa*, на других же лишь несколько увеличивалось участие луговика и очень слабо изменялось соотношение между видами лишайниково-мохового яруса. Этот факт очень важен и далее мы его проанализируем подробнее.

Таким образом, во всех изученных растительных группировках наиболее сильное (вполне можно говорить — эдификаторное) влияние на другие компоненты оказал доминант березового редколесья *Betula pubescens*. Но необходимо отметить, что сомкнутость крон древесного яруса здесь была 0.5, тогда как в еловом редколесье сомкнутость крон древостоя была только 0.2.

При анализе общих результатов эксперимента во всех исследованных растительных группировках выявляется одна закономерность, которая сильно затушевывает эти результаты и свидетельствует о необходимости тщательной разработки методики проведения таких экспериментов в будущем. Закономерность заключается в том, что различия в состоянии растений на разных площадках одного варианта часто более значительны и достоверны, чем на площадках разных вариантов. Так, в 1965 г. приросты *Vaccinium uliginosum* (табл. 5) в еловом редколесье в разных вариантах опыта достоверно не различались, тогда как на площадках варианта с удалением *Betula nana* и обрезкой корней различия значительны и достоверны (30.8 ±1.9 мм и 41.2 ±3.9 мм). В том же еловом редколесье (табл. 5) при естественном состоянии покрова годичные приросты ели на разных площадках составляли 21.4 ±1.5 мм и 32.0 ±3.1 мм, а при обрезке корней вокруг площадок — 22.0 ±2.7 мм и 26.8 ±2.6 мм. Эти примеры и остальные данные, приводимые в табл. 4 и 5, показывают, что в лесотундре растительные группировки типа фитоценоза неоднородны, пестры в экологическом и в фитоценотическом отношении.

Фитоценотическая неоднородность растительных группировок проявляется в разных реакциях растений по микроучасткам на определенные воздействия. Примеры того, как реагируют *Deschampsia flexuosa* и *Polytrichum commune* на разных площадках на удаление влияния корневых систем древостоя, мы уже приводили при рассмотрении результатов опыта в березовом редколесье. Цифры таблиц также показывают это. В еловом редколесье на разных площадках варианта с удалением *Betula nana* и обрезкой корней приросты всех кустарничков различаются значительно сильнее, чем на разных площадках с ненарушенным покровом (табл. 5). В березовом редколесье *Vaccinium myrtillus* имела годичные приросты побегов при ненарушенном покрове 27.2 и 28.6 мм, а при снятии влияния корневых систем *Betula pubescens* — 34.7 и 41.0 мм (разница в средних приростах в первом случае 1.4, а во втором 6.3 мм).

Разная степень реакций растений на воздействия на разных площадках является свидетельством того, что удаляемые компоненты — доминанты группировки — влияют на другие растения с разной силой в различных точках участка. Это является показателем, что в группировке имеются фитоценотические ниши разного качества — в одних взаимовлияния сильны, в других — слабы. Большое количество фитоценотических ниш со слабым влиянием доминирующего растения группировки на другие ее компоненты свидетельствует о слабости этого растения как эдификатора в данной группировке. Сильные эдификаторы оказывают на компоненты растительной группировки относительно равномерное воздействие на всем ее протяжении. Отсюда следует, что по амплитуде варьирования состояния растений на разных участках группировки в естественном ее состоянии (без нарушений покрова) можно судить о мощности эдификатора. Рассмотрение с такой точки зрения данных табл. 6 показывает, что при естественном состоянии покрова приросты побегов кустарничков менее всего различаются на разных участках в березовом редколесье, сильнее — в ерниковой тундрѐ и еловом редколесье. Это вновь подтверждает вывод, что *Betula pubescens* в исследованном березовом редколесье является сильным эдификатором, а *Betula nana* на изученном участке ерниковой тундры — слабым. Необходимо обратить внимание на то, что в табл. 6 данные приведены по экспериментальным площадкам, которые закладывались, как уже отмечалось, в возможно более сходных условиях. Если бы измерения прироста кустарничков были проведены на площадках, заложенных в наиболее резко раз-

ТАБЛИЦА 6

Годичные приросты ($M \pm m$ мм) кустарничков и кустарников и их амплитуда в разных растительных группировках. 1962 г.

Растительная группировка	*Betula nana*		*Vaccinium vitis-idaea*		*Vaccinium myrtillus*		*Vaccinium uliginosum*		*Empetrum hermaphroditum*	
Ерниковая тундра	17.0±3.0 20.5±2.9 21.4±3.5 26.2±3.6	9.2	15.7±1.6 18.1±1.8 18.3±1.8 24.2±2.2	8.5	8.7±1.6 8.8±1.8 8.9±1.5 10.2±1.6	1.5	17.2±4.2 19.0±3.2 19.3±4.0 37.2±1.7	20.0	12.0±1.2 14.9±1.6 15.1±1.7 24.4±4.4	12.4
Березовое редколесье	— 23.4±4.0 25.7±3.7 —	2.3	18.4±1.9 19.4±2.0 19.6±1.8 21.9±2.7	3.5	18.5±2.2 18.9±3.7 20.2±2.3 20.4±4.5	1.9	— 22.2±3.7 24.1±4.7 —	1.9	16.2±1.1 16.3±2.0 19.2±2.8 19.7±3.3	3.5
Еловое редколесье	25.9±4.3 26.9±3.5 33.6±3.9 35.4±4.4	9.5	17.5±2.1 18.2±2.1 20.5±2.0 22.1±1.7	4.6	14.4±2.2 14.8±2.6 16.1±2.6 18.0±2.3	3.6	— 32.0±5.1 33.0±5.3 —	1.0	17.5±2.1 17.8±2.0 18.0±2.2 19.6±2.8	2.1

личающихся участках каждой группировки, контрастность средних величин приростов была бы более значительной.

Выводы из экспериментальных исследований и из результатов обработки описательных данных позволяют нам высказать некоторые общие соображения о функциональной структуре растительных группировок лесотундры и тундры.

Функциональная структура растительных сообществ лесотундры сложна и, возможно, даже более, чем в других зонах. Сложность обусловливается тем, что растения в сообществах, как показывают наши материалы, имеют двойную систему связей: с одной стороны, растения непосредственно зависимы от растений других видов (особенно сильно внутри каждого яруса), с другой же стороны, взаимоотношения растений осуществляются опосредствованно через взаимоотношения их элементарных группировок — синузий, выступающих и взаимодействующих как нечто целостное. Эти две стороны функциональной структуры свойственны, нужно полагать, растительным сообществам всех типов растительности. С значительной долей достоверности можно говорить, что фитоценоз — это прежде всего система взаимоотношений синузий, которые являются его основными элементарными структурными частями.

Сложность системы связей в лесотундровых фитоценозах обусловливается также довольно высокой самостоятельностью ярусных синузий, особенно мохово-лишайниковых, так как в этих сообществах отсутствуют синузии, влияние которых абсолютно превалировало бы над влиянием всех остальных. В связи с разнородным влиянием определенных синузий на другие обычным явлением будет сосуществование в одном сообществе синузий, тесно связанных с эдификаторной, и синузий, независимых от нее. Например, в ерниковых тундрах внутри куртин *Betula nana* довольно обычен покров *Pleurozium schreberi*, синузии которого положительно реагируют на ярус кустарников (рис. 4). Там же часто могут встречаться синузии *Empetrum hermaphroditum*, довольно индифферентные к ярусу *Betula nana* (рис. 5), но в то же время отрицательно реагирующие на присутствие синузий мохово-лишайникового яруса. Таким образом, создается цепь связей, в которой невозможно выделить общий эдификатор для всех синузий группировки. Такая функциональная структура, в которой с эдификатором группировки непосредственно связана лишь часть синузий, другая же часть относится к нему нейтрально, индифферентно, характерна для комбинированных сообществ. В связи с тем, что ядро функциональной системы (ядро фитоценоза) могут образовать лишь синузии, положительно связанные с эдификаторной, в будущем нужно наиболее полное выявление этих положительных связей.

Индифферентность синузий может вызываться или действительно малым их взаимовлиянием или территориальными (пространственными) причинами, когда вследствие несомкнутости синузий эдификатора в сообществе имеются фитоценотические ниши с очень слабым его влиянием. Очень часто в лесотундре и особенно в тундре благодаря отсутствию синузий, абсолютно превалирующих по влиянию, характер систем связей может меняться на небольшом протяжении, почему однотипность взаимодействий растений будет существовать на очень малых участках. Протяженность последних определяется размерами или отдельных синузий мохово-лишайникового яруса, или куртин кустарников, или отдельных деревьев и их сомкнутых групп, конечно, при условии достаточной гомогенности абиотической среды на этом протяжении.

До сих пор при заключениях о взаимоотношениях растений мы не касались значения абиотической среды, принимая, что среда на известном уровне и протяжении может быть однотипной. Несомненно, что большинство типов взаимоотношений осуществляется через изменение среды (режимов света, влаги, температуры, минерального питания и т. д.), хотя имеются и другие влияния, например пространственное исключение. При известном изменении условий абиотической среды будет изменяться и уровень (сила) воздействия одних видов на другие. Пространственно резкие изменения условий среды, в лесотундре и тундре очень часто вызываемые нано- и микрорельефом, влекут за собой такую же резкую смену систем взаимоотношений растений, в значительной мере их обособление, сильную пестроту растительного покрова. При отсутствии звена, связующего эти обособленные системы, т. е. при отсутствии общей эдификаторной синузии, создается нано- и микрокомплексность растительного покрова, каждая из обособленных систем будет фитоценозом или автономной синузией. В работах же по Крайнему Северу очень часто территориальные выделы с нано- и микрокомплексностью определенного типа отождествляются с фитоценозом, так как фитоценоз необоснованно считается лишь территориальным понятием, участком растительного покрова с однородной неоднородностью внутри его. Мы считаем, исходя из изложенных нами положений, что такие участки растительного покрова целесообразнее называть не фитоценозом (сообществом), а каким-либо другим термином, например *фитохора*. Единый же фитоценоз, т. е. в подлинном смысле сообщество, на таких участках может быть лишь при наличии связующего звена — общей конкурентномощной (эдификаторной) синузии, охватывающей своим влиянием растительность всех элементов нано- и микрорельефа.

ЛИТЕРАТУРА

Ипатов В. С. (1962). О корреляции между проективным покрытием и весом травянистых растений. Бот. журн., 7. — Мазинг В. В. (1966). Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов. Тр. Моск. общ. испытат. природы, 27, отд. биолог. — Норин Б. Н. и А. Т. Рахманина. (1963). Взаимосвязь микроклимата и структуры растительного покрова в лесотундре. Бот. журн., 10. — Полозова Т. Г. (1962). Семенное возобновление *Betula nana* L. в лесотундре Большеземельской тундры. Бот. журн., 9. — Работнов Т. А. (1965). О динамичности структуры полидоминантных луговых ценозов. Бот. журн., 10. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Трасс Х. Х. (1968). Анализ лихенофлоры Эстонии. Автореферат. — Ярошенко П. Д. (1961). Геоботаника. Основные понятия, направления и методы.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 10 VI 1969).

SUMMARY

Both experimentally and by means of the statistical treatment of the relevé data the degree of species association in the same strata of the vegetational cover in the forest-tundra is shown to be higher than that between the species of different plant strata. Alongside of the interactions of individual plants there are interactions between monostratal synusia that are virtually integrate units. The data obtained suggest that a phytocoenosis is primarily a system of interrelations between different synusia that are its main structural elements. Combined phytocoenoses are widespread in the forest-tundra zone. A characteristic feature of the functional structure of these phytocoenoses (i. e. of the system of interrelations of their components) is the character of the relationship between the edificator (enviroment-forming species) and only some of the synusia; the rest of synusia are independent of the edificator.

УДК 581.524.44

В. С. Ипатов

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ТЕОРИИ ОРГАНИЗАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

С 2 рисунками

V. S. IPATOV. CERTAIN PROBLEMS PERTAINING TO THE THEORY OF ORGANIZATION IN THE VEGETATIONAL COVER

Растительный покров часто рассматривается как совокупность растений, произрастающих на любой поверхности, независимо от того, имеется или нет между растениями взаимодействие. Одним из наиболее общих свойств живого является способность растекаться (Вернадский, 1926, 1939). Она неизбежно должна приводить к тому, что практически всегда живые организмы, в том числе растения, вступают в той или иной форме в контакт друг с другом. Поэтому представляется весьма спорным возможность существования растительного покрова в виде невзаимодействующих растений. Если же подобные состояния и существуют, то они кратковременны. В данной работе под растительным покровом понимается такой его вид, который представляет собой совокупность взаимодействующих растений.

Особенности растительного покрова, в отличие от других видов материи, соответствуют специфике формы движения, к которой относится растительный покров. Специфика же формы движения определяется характером взаимодействия исходных частей (элементов), образующих совокупность, коллектив (систему), относящихся к данной форме движения (Кедров, 1959). Характер взаимодействия зависит от его материальных носителей. Прежде всего нас интересуют не все объекты, способные взаимодействовать данным способом, а простейшие, исходные, элементы которых взаимодействуют по-иному. Следует проследить также за образованием коллективов, систем, к появлению которых приводит взаимодействие и в которых осуществляется данное взаимодействие.

Поскольку и далее мы будем пользоваться понятием «элемент», «система», а также «структура», укажем, какой смысл вкладывается в них. Элементы — части объекта, взаимодействующие как целое друг с другом и образующие данный объект. Под системой подразумевается комплекс элементов, находящихся во взаимодействии (Bertalanffy, 1956), а под структурой — способ, каким связаны элементы (Свидерский, 1962). В фитоценологии нередко и все чаще под структурой понимается строение, пространственная расчлененность растительного покрова. Сходное понимание имеет место и в других разделах биологии, на что обращает внимание и А. С. Мамзин (1968). Такое смешение терминов вряд ли оправдано. Давно уже существуют и устоялись понятия «строение», «морфология» сообществ [1] и нет оснований применять к этим явлениям термин «структура», невольно придавая им несколько иное (но какое неизвестно) значение.[1] Понимание В. И. Свидерским структуры логически оправдано и дает возможность четко выявить соотношение трех категорий «система», «элемент», «структура».

---

[1] Строение, морфология растительного покрова (сообществ) — это расчлененность его на любые части, внешне (морфологически) выраженные, например, полог, ярус, куртина и т. п. Любую такую часть можно назвать морфоэлементом, в отличие от функционального элемента — носителя взаимодействия в системе. Естественно, что функ-

В нашем случае (растительный покров) исходными элементами являются растения. Между ними могут осуществляться разнообразные взаимодействия: механические, физические, биологические (обмен генетической информацией), пищевые (ценотические). Под пищевыми взаимодействиями мы понимаем воздействия потреблением и трансформацией вещества и энергии одними растениями на поглощение вещества и энергии других растений. Специфика растительного покрова и выражается в пищевых взаимодействиях растений. Этот тип взаимодействия, являясь частным и наиболее простым проявлением (видом) связей в коллективе живых объектов, позволяет отнести растительный покров к явлениям, обладающим общественной формой движения материи, ее фитоценотическим (фитосоциальным) видом. Растительный покров включает в себя и другие формы движения материи — биологическую, химическую, физическую, механическую, в двух смыслах. Во-первых, постольку, поскольку «высшая» форма движения материи включает в себя исходные, а в растительный покров входят вещественные представители исходных форм движения материи (организмы, молекулы, атомы и т. п.). Во-вторых, исходные простейшие элементы растительного покрова — растения действуют друг на друга механически, физически, биологически (осуществляя функцию размножения).

Растения, взаимодействуя между собой, образуют коллективы, сложные элементы растительного покрова. В этом случае отдельные растения выступают как элементы элементов. Общей особенностью сложных элементов являются пищевые (ценотические) связи внутри них. Поэтому новые образования можно назвать ценоэлементами. Ценоэлемент есть совокупность растений, организованная пищевыми взаимодействиями между растениями и входящая как целое в систему «растительный покров». По особенностям взаимодействия растений ценоэлементы неодинаковы, представляют собой разные системы, специфика, особенности которых определяются своеобразием пищевых связей в каждом типе ценоэлементов.

Все пищевые взаимодействия можно разделить на несколько групп, положив в основу: 1) характер взаимодействующих элементов; 2) пути взаимодействия, так сказать, канал связи; 3) эффект, вызываемый взаимодействием и одновременно форму воздействия. По первому признаку взаимодействия делятся на индивидуальные (между отдельными растениями) и коллективные (между коллективами растений). Понятно, что индивидуальные относятся к структуре ценоэлементов, т. е. являются связями, существующими внутри ценоэлементов. При этом они могут осуществляться как непосредственно между растениями-соседями, так и опосредованно друг через друга. Коллективные взаимодействия выражают структуру растительного покрова, поскольку происходят между ценоэлементами. По второму признаку («каналу связи») взаимодействия делятся также на две группы: 1) прямые, конфасциальные взаимодействия, осуществляющиеся в виде непосредственного обмена веществом и энергией, обеспечивающие совместное физиологическое функционирование (связи между симбионтами, между паразитом и хозяином); эти связи имеют место только внутри ценоэлемента; 2) косвенные, взаимодействие происходит через среду, осуществляется как внутри ценоэлемента, так и между ценоэлементами. По эффекту, выражающемуся в интенсивности роста, и форме воздействия можно различать «интерференцию» (Харпер, 1964) и «приспособление». Под интерференцией мы понимаем неблагоприятные влияния растений друг на друга в результате потребления вещества и

циональный элемент и морфоэлемент могут вещественно представлять собой одно и то же образование, т. е. совпадать.

[1] Если же исходить из складывающейся традиции, то целесообразно различать «пространственную» и «функциональную» структуры (Беклемишев, 1960).

энергии, находящихся в ограниченных количествах, воздействия, приводящие к задержке роста в той или иной форме. «Приспособление» — это ответ на воздействие нормальным ростом и развитием. Само воздействие происходит в виде трансформации среды растениями. «Приспособление» означает, что жизненные условия, создаваемые здесь воздействующими растениями, соответствуют потребностям воспринимающих растений. Интерференция может быть в виде ограничения и конкуренции. Ограничение — интерференция, приводящая к задержке роста, но не вызывающая прогрессирующего уменьшения прироста (т. е. угнетения). При индивидуальных взаимодействиях ограничение выражается в пропорциональном потребностям распределении вещества и энергии. Под конкуренцией подразумевается интерференция, выражающаяся в непропорциональном потребностям распределении вещества и энергии и приводящая к прогрессирующему уменьшению прироста, т. е. к угнетению слабых.

Такое подразделение взаимодействий ближе всего к классификации, предложенной Е. М. Лавренко (1959). Основные отличия заключаются в том, что 1) мы различаем индивидуальные и коллективные взаимодействия; 2) мы рассматриваем только пищевые связи; взаимодействия, относящиеся к другим формам движения материи (механические, химические и др.), нами не рассматриваются, хотя они, конечно, играют большую роль в растительном покрове; 3) у Е. М. Лавренко понимание конкурентных отношений шире и соответствует интерференции, которую мы разделяем на ограничение и конкуренцию. Прямые взаимоотношения соответствуют нашим конфасциальным связям (некоторые виды контактных коакций по В. Н. Сукачеву, 1956). Правда, эпифитные отношения, нам кажется, должны быть отнесены к «приспособительным», которые соответствуют средообразующим у Е. М. Лавренко. По-видимому, интерференцию и «приспособление» различает А. А. Уранов (1955), когда вводит в уравнение сопряженности видов две составляющих экологического потенциала подчиненного вида.

Как уже сказано, индивидуальные пищевые взаимодействия приводят к образованию ценоэлементов. Ценоэлементы, которые обладают конфасциальными связями, мы называем конфасциями. Они сходны с консорциями Л. Г. Раменского, но уже их по набору связей. В конфасции связи между организмами настолько тесны, что носят физиологический характер. Среда в передаче взаимодействия не участвует. В известном смысле конфасция находится на грани между организмом и коллективом организмов. Наиболее ясными конфасциальными отношениями являются связи между симбионтами, между паразитом и хозяином. Конечно, природа этими типами не ограничивается, но, к сожалению, конфасциальные связи (в более широком смысле — консортивные) крайне слабо изучены (Лавренко, 1959; Шенников, 1964). Даже о взаимоотношении организмов при микотрофии — наиболее изученном типе конфасциальных связей, существует много противоречивых гипотез (Келли, 1952). Видимо, в природе конфасции настолько широко распространены, что растений вне их не существует. Значение отдельных элементов конфасции, в частности гриба и дерева, может быть неодинаково на разных этапах развития конфасции (Келли, 1952). Например, сеянцы сосны на некоторых типах почв нормально растут лишь при наличии эктотрофной микоризы (Рейнер и Нельсон-Джонс, 1949). Роль элементов может быть разной и при взаимодействии конфасций друг с другом. Например, взаимоотношения конфасций древостоя в лесу, по-видимому, определяются взаимодействием деревьев, их конкуренцией. Лишь потому, что в каждой конфасции обнаруживается главная составляющая, далее мы считаем возможным условно говорить о взаимодействии отдельных особей (в ценоэлементах иного типа), тогда как в действительности взаимодействуют и особи, и конфасции.

Индивидуальные взаимодействия между растениями, осуществляющиеся через среду, приводят к образованию иных ценоэлементов. При этом взаимодействие может происходить и непосредственно между растениями-соседями (Р ⇄ Р) и опосредованно друг через друга (Р ⇄ Р ⇄ Р). По этому признаку мы предлагаем различать ценоячейку — ценоэлемент, в котором осуществляются индивидуальные взаимодействия непосредственно между всеми собитающими растениями (Ипатов, 1966), и синузию — ценоэлемент, объединяющий растения, связанные не только непосредственными, но и опосредованными друг через друга индивидуальными взаимодействиями. Здесь следует еще раз подчеркнуть, что под индивидуальным взаимодействием подразумевается действие отдельных организмов друг на друга, отражающееся на их жизнедеятельности. При этом такое индивидуальное воздействие вычленяется из коллективного воздействия всех других организмов на данное растение. Например, в лесу на процессах роста любого дерева отражается фитоклиматическая обстановка, создающаяся в результате совокупного влияния на среду всех деревьев. Вместе с тем влияние деревьев соседей друг на друга реально проявляется в неравномерном приросте по диаметру в разные стороны, в корреляции прироста деревьев соседей (Sakai, Mukaide, 1967; Sakai и др., 1968; Гортинский, 1969).

Какой характер могут иметь индивидуальные взаимодействия растений? По-видимому, достаточно полный ответ получить сейчас невозможно, поскольку индивидуальные взаимодействия слабо изучены. Во всяком случае мы должны допустить, что может иметь место как интерференция (ограничение и конкуренция), так и приспособление. Нам представляется, что приспособительные отношения, выражающиеся в трансформации среды одними растениями и в приспособлении к трансформированной среде других растений, существуют в основном между коллективами, ценоэлементами. Основным, главным типом по эффекту взаимодействия в ценоэлементах является интерференция. Поскольку интерференция возникает в результате потребления вещества и энергии из одного источника, постольку такого рода взаимодействия могут быть у растений со сходными потребностями, прежде всего у растений одной популяции (вида) и, видимо, одной биоморфы. Между растениями одного вида преобладает конкуренция — непропорциональное потребностям распределение вещества и энергии, приводящее к прогрессирующему уменьшению прироста, к угнетению отставших в росте. Конкуренция, приводя к гибели части растений, обеспечивает устойчивость, длительное существование одновидовых ценоячеек и синузий; системы в целом изменяются, но не заменяются другими. Легко представить, что в одновидовых ценоячейках, синузиях преобладание ограничительных взаимоотношений, т. е. относительно одинаковая задержка роста всех растений в межвидовой борьбе, сократила бы шансы выжить для всех растений, а значит и системы в целом.[1] По-иному обстоит дело в разновидовых ценоячейках и синузиях. Здесь может быть как конкуренция, так и ограничение. Но более или менее длительное существование таких ценоэлементов при конкуренции возможно лишь в тех случаях, когда амплитуды конкурентной силы растений разных видов хотя бы частично совпадают. Иначе конкуренция приведет к гибели представителей вида, который конкурентно слаб, а тем самым и к изменению системы в целом, т. е. ценоэлемент превратится в другой. Поэтому, например, не все древесные породы могут при диффузном смешении образовывать устойчивые древостои, в то время как при групповом размещении деревьев тех же видов культуры оказываются более удачными (Ткаченко, 1955; Погребняк, 1963). В условиях степи и лесостепи разрушаются культуры дуба с ильмовыми породами и ясенем при диффузном их размещении, при смешении же звеньями такие культуры процветают (Погребняк, 1963). В таежной зоне неустойчивы, при равномерном смешении, культуры сосны и лиственницы, ели и лиственницы, тогда как чистые культуры этих пород вполне благополучны (Преображенский, 1953; Ткаченко, 1955). По-видимому, чаще встречаются спелые сосново-еловые древостои с небольшой примесью сосны, чем с половинной их пропорцией. Это объясняется, вероятно, тем, что в среднем конкурентная сила ели больше, чем сосны, амплитуда же их частично совпадает, значит имеются особи сосны, которые успешно для себя могут конкурировать с елью, но их немного. Поэтому в спелом древостое остается небольшое число конкурентно мощных деревьев сосны. Виды растений, у которых хотя бы частично совпадают амплитуды конкурентной силы (при данных условиях среды), можно считать ценотически родственными.

---

[1] Способность к конкуренции (в узком смысле), видимо, является эволюционно выработавшимся свойством растений, образующих достаточно плотные популяции.

Взаимное ограничение растений разных видов в ценоэлементах не может быть внутренней причиной их разрушения, но, по-видимому, индивидуальные ограничительные взаимодействия как в одновидовых, так и в разновидовых ценоячейках и синузиях могут возникать лишь эпизодически, только как временное явление. Постоянно действует множество факторов (повреждение растений, преимущества в росте за счет локальных условий и т. п.), нарушающих пропорциональное потребностям распределение вещества и энергии, что должно привести к конкуренции.

Таким образом, в ценоэлементах (ценоячейках и синузиях) основные связи между их компонентами в природных условиях — конкурентные взаимодействия. Это подтверждается и литературными данными. В пределах синузии, допустим одного яруса, всегда обнаруживаются отрицательные корреляции (Норин, 1970). Положительные же связи (при качественном анализе) всегда объясняются сходством экологии, а не взаимовлиянием растений.

Выше уже говорилось, что вещественно ценоячейка представляет собой группу растений (конфасций), связанных непосредственными взаимодействиями, а синузии представлены растениями, опосредованными друг через друга. В один ценоэлемент (ценоячейку, синузию) могут входить только растения, имеющие сходные потребности, являющиеся основой для возникновения интерференции. Ясно, что такими растениями являются растения одного вида. По-видимому, ими могут быть и растения одной биоморфы, одинаково приспособленные к среде (Келлер, 1938; Шенников, 1964), а точнее одной экобиоморфы (Лавренко, Свешникова, 1968). Нам представляется, что дальнейшая детализация невозможна без исследований индивидуального взаимодействия растений (детализация по вызываемому эффекту).

В ценоячейку входят все растения, связанные индивидуальными непосредственными пищевыми взаимодействиями друг с другом. Объем и границы ценоячейки можно определить, приняв одно из взаимодействующих растений за центр, тогда в нее войдут все растения, непосредственно взаимодействующие с «центральным», а граница ее будет определяться крайними растениями, которые еще связаны с центральным. Если бы все растения во взаимовлияниях были равноценны, то ценоячейка представилась бы неуловимой, так как центром могло бы явиться любое растение в этой системе. В действительности это не так. К моменту, когда растения вступают во взаимодействия (в какой бы стадии их развития он не наступил), они обладают разной конкурентной мощью или разной степенью ограничительных воздействий в силу естественного варьирования всех их признаков (разный рост, иная степень развития; в лесу у деревьев различаются размеры крон, их плотность, степень развития корневых систем и т. п.). Вместе с тем и расстояния между растениями неодинаковы, поэтому сила взаимодействия между растениями варьирует и его последствия для растений также неодинаковы. Например, в одновидовом древостое имеются деревья господствующие, угнетенные и индетерминантные, тенденция развития которых еще не определилась (Ипатов, 1967, 1968). В ценоячейке определяющим, «центральным» будет господствующее дерево (или несколько их), и в ценоячейку войдет свита угнетенных и индетерминантных деревьев, входящих в зону непосредственного влияния господствующего дерева. Морфологическая выраженность ценоячеек, т. е. восприятие их как отдельностей, может быть очень различной, во-первых, из-за того, что одни и те же растения могут входить одновременно в разные ценоячейки и, во-вторых, из-за внешней невыраженности дифференцирующих признаков отдельных растений. В том же одновидовом древостое на ранних стадиях ценоячейки слабо выражены, легче вычленяются в период самоизреживания и вновь становятся малозаметными в спелом и перестойном лесу. Существование пространственных границ между ценоячейками в лесу подтверждается, например, тем, что кривая распределения наименьших расстояний между деревьями имеет две моды, т. е. чаще встречаются короткие наименьшие расстояния (расстояния между деревьями в ценоячейке) и длинные (расстояния между деревьями разных ценоячеек). Средние наблюдаются несколько реже. Это явление объясняется главным образом групповым возобновлением (Гулисашвили, 1950; Быков, 1953). Морфологическая выраженность не является обязательным атрибутом объективности существования ценоячеек. Речь идет лишь о том, воспринимаем ли мы объект как отдельность (морфологически выражен) или не воспринимаем (морфологически не выражен, но объективно может существовать).

Морфологическая выраженность является одним из аспектов внешней формы ценоэлементов. Различая внутреннюю и внешнюю форму, мы понимаем под внутренней формой организацию элементов предмета, явления (Зелькина, 1959), закон строения (Свидерский, 1962), а под внешней формой — внешнюю границу содержания, способ осуществления содержания (Свидерский, 1962). Внутренняя форма выражает связи между элементами предмета, явления, а внешняя форма — внешние связи предмета, явления. Выявление внешней формы дает возможность воспринимать предмет, явление как отдельность, как целое.

Внешние связи ценоячеек выражаются и в большем расстоянии между деревьями разных ценоячеек по сравнению с расстояниями внутри ценоячейки и в наличии пограничных деревьев, еще находящихся в непосредственном взаимодействии с господствующим деревом и за которым эти непосредственные связи обрываются и начинаются новые (в новой ценоячейке). Внешняя граница ценоячейки может выявляться по границе ее влияния на другие, подчиненные ценоэлементы. Например, в зеленомошнолишайниковом сосняке иногда можно наблюдать, что под группами сосен (ценоячеек) преобладают зеленые мхи, границы мозаики напочвенного покрова определяются воздействием ценоячеек древостоя. Внешняя граница ценоячеек может выявляться и по изменению ими среды.

Третий ценоэлемент, который может быть представлен в растительном покрове, — синузия. По существу, синузия, являясь одновременно и морфоэлементом (морфологически выражена), и ценоэлементом, представляет собой блок, ткань связанных ценоячеек. При этом связь имеет двоякий характер. Выше мы уже указывали, что в синузии объединяются все растения, взаимодействующие опосредованно друг через друга. Ценоячейки могут образовывать непрерывную ткань благодаря тому, что осуществляются индивидуальные пищевые взаимодействия между растениями разных ценоячеек. Необходимо заметить, что опосредованные взаимодействия, по-видимому, очень быстро затухают и исчезают. Поэтому с точки зрения структуры, внутренних связей синузия не представляет собой столь целостного образования, как ценоячейка. Для нее характерны те же связи и процессы, что и для ценоячейки, и лишь постольку, поскольку они протекают в ценоячейках. Если для ценоячеек характерна интерференция, то это же присуще и синузии, поскольку она образована ценоячейками и т. п. Синузия не может быть совокупностью конфасций (без ценоячеек), так как предпосылкой ее образования является индивидуальное пищевое взаимодействие растений, приводящее неизбежно к формированию ценоячеек. Различие синузий определяется различием составляющих их ценоячеек, а в одну синузию входят качественно одинаковые ценоячейки. Это сходство, одинаковость ценоячеек, выявляется сходством качественного воздействия на среду и ценоэлементы. В этом заключается второго рода связь ценоячеек в синузии. Вместе с тем эти внешние связи, качественно отличаясь от внутренних, очерчивают границы синузии и делают ее морфологически выраженной. В качестве примера рассмотрим два участка леса: древостой одного с диффузным размещением ели и осины, а второго с пятнистым групповым их размещением. При групповом размещении деревья этих пород внутри пятен образуют ценоячейки, в пределах которых осуществляются конкурентные взаимодействия. Между отдельными деревьями разных ценоячеек имеются также непосредственные и опосредованные друг через друга взаимодействия. В пределах пятен связи качественно одинаковы (хотя бы в силу качественно одинаковой потребности деревьев одной породы в веществе и энергии). У деревьев пограничных ценоячеек (на границе пятен ели и осины) взаимодействие также имеется. Но мы вправе допустить, что появляются какие-то новые и исчезают имевшиеся характеристики конкуренции, т. е. происходят качественные изменения связей. Приняв это допущение, мы также вправе считать, что здесь пятна и есть синузии. Внешние связи, т. е. влияние на среду и на напочвенный покров, у этих синузий разные. Иначе обстоит дело при диффузном размещении этих пород в древостое. Опять-таки, если допустить, что при диффузном размещении имеются двувидовые ценоячейки, то следует признать сходность взаимодействия внутри всех ценоячеек в древостое, сходность взаимодействия отдельных деревьев разных ценоячеек и, наконец, качественно одинаковое воздействие на среду и напочвенный покров. Здесь ценоячейки объединены в один блок, т. е. образуют одну синузию. Две рядом расположенные синузии различаются благодаря указанной выше однородности внутри себя. Если представить мысленно две одинаковые синузии, сдвинутые друг к другу (без разрыва), то они сольются в одну синузию. По другому обстоит дело с ценоячейками. Две одинаковые (например, одной древесной породы), но сомкнувшиеся ценоячейки все же могут различаться за счет внутренней неоднородности, так как каждая из них состоит из господствующего (одного или нескольких) растения со свитой индетерминантных и угнетенных. Естественно, что синузия, так же как и ценоячейка, может быть образована растениями одной популяции, одной экобиоморфы. С другой стороны, растения одной популяции могут образовывать несколько синузий (Работнов, 1950). Таково, по-видимому, соотношение материнского полога ели и возобновления. Определяющим в развитии возобновления является не взаимодействие между молодыми елями, а воздействие (ограничение) со стороны материнского полога. В частности, в синузии молодых елей в значительной мере подавлен процесс дифференциации и идет он самостоятельно, вне дифференциации материнской синузии.

Синузия в изложенном понимании по объему совпадает, по-видимому, с синузией Т. М. Липпмаа (1946), Х. Х. Трасса (1964), В. В. Мазинга (1965), Б. Н. Норина (1965), с одноярусной группировкой растений, принадлежащих к одной или нескольким близким жизненным формам, с однотипными внутри условиями среды (Мазинг, 1965).

Обсуждая внешние связи ценоэлементов, мы, по существу, перешли к рассмотрению путей образования форм организации (видов) растительного покрова. Особенности взаимодействия ценоэлементов заключаются, в частности, в коллективном воздействии ценоэлемента на среду и через нее на другие ценоэлементы и в восприятии воздействия отдельными растениями (Завадский, 1934). Связи между ценоэлементами, так же как и между растениями в ценоэлементах, являются пищевыми. Коллективное воздействие слагается из потребления и выделения вещества и энергии отдельными растениями, трансформации среды (изменении ее свойств, создании новых качественных характеристик) одними и использовании этой новой среды другими. Такими новыми свойствами можно считать фитоклимат, создаваемый древостоем, изолирующие и водопоглощающие свойства мохового покрова и т. п. Фитоценологи накопили обширные сведения об изменении среды растениями, но все еще не разработан вопрос о том, где имеются простые количественные изменения параметров среды, а где появились новые свойства.

По эффекту, результату взаимодействия между ценоэлементами можно предположить существование как интерференции (ограничения и конкуренции), так и «приспособления». Конкуренция может возникать лишь как временное и локальное явление, так как, приводя к уменьшению прироста, угнетению и гибели отдельных ценоэлементов, она разрушает системы, приводит к их исчезновению. На их месте формируются более устойчивые системы, виды растительного покрова. Таковы, по-видимому, взаимодействия между древесными ценоэлементами и ценоэлементами, образованными степными травами. Устойчивое, длительное их существование невозможно. На лугах и в тайге на определенных стадиях, видимо, также имеют место конкурентные взаимоотношения между ценоэлементами. Ограничение и приспособление — постоянно действующие типы связей между ценоэлементами. Ограничительные взаимодействия, выражающиеся в том, что одни ценоэлементы задерживают своим потреблением рост и развитие растений других ценоэлементов, показаны В. Г. Карповым (1960, 1961, 1967, и др.) и Б. Н. Нориным (1970). Например, после обрезки корней деревьев усиливается рост лесных трав. Нередко обнаруживается отрицательное влияние (ограничительное) подлеска на рост главной породы (Ткаченко, 1955). Значительно труднее выявить основные — «приспособительные» взаимодействия, т. е. трансформацию среды ценоэлементами и ответ на нее нормальным ростом и развитием, означающим, что создающиеся в данной точке условия вполне отвечают потребностям воспринимающих это воздействие растений. Примером приспособительных взаимоотношений может служить взаимодействие синузий кислицы и ели. Синузия кислицы деградирует и исчезает как при очень сильной сомкнутости полога ели, так и при удалении его. Очевидно, что оба случая лежат за границами приспособления кислицы. При количественном выражении связи изменение знака (положительного на отрицательный) реакции на воздействие при увеличении силы воздействия может свидетельствовать о приспособительных взаимоотношениях. Понятно, что отсутствие реакции при каких-то степенях воздействия не отрицает, а может подтверждать наличие приспособительных связей. Так, для кислицы должны существовать какие-то оптимальные значения сомкнутости синузии ели (при прочих равных условиях), в пределах которых кислица не будет или будет очень слабо реагировать на изменение сомкнутости. Ограничение и «приспособление», накладываясь друг на друга, вызывают сложные эффекты. На рис. 1 схематически показано количественное выражение двух типов связей (прямая линия условна и означает, что знак связи не меняется). На этой схеме видно, что интерференция (конкуренция и ограничение) всегда дает отрицательные эффекты, а «приспособление» — положительные, отрицательные и отсутствие эффекта. Можно ожидать, что в пределах ценоэлементов должны наблюдаться всегда только отрицательные связи, а между ценоэлементами (по реакции элементов в целом или отдельных растений) и положительные, и отрицательные связи, и отсутствие их (точнее, кажущееся отсутствие). Примерно такую картину и обнаружил Б. Н. Норин (1970) при изучении связей в тундровых ценозах. Впервые возможность связи разных знаков и двузначной связи показал А. А. Уранов (1935). Нам представляется, что в результате пищевых взаимодействий не может появляться положительная связь, а если она и выявляется, то только при неполной амплитуде воздействующего элемента, т. е. является мнимой положительной, в действительности же — двузначная. Трудно объяснить и возможность появления сложной (по А. А. Уранову) связи, когда с увеличением силы воздействия связь меняет знак с отрицательной на положительную. Пример такой связи, приведенный

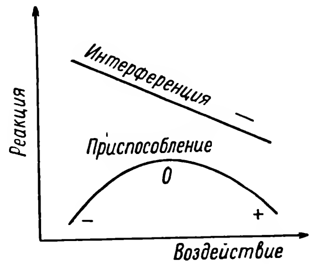


Рис. 1. Схема количественного выражения связей.

А. А. Урановым (1955), не убедителен, поскольку не указана ее статистическая достоверность.

Теоретически возможно существование растительного покрова в виде отдельной конфасции, ценоячейки или синузии. Такая возможность осуществима только в эксперименте. Реально мы сталкиваемся с растительным покровом в виде сложных образований из ценоэлементов. Взаимодействие ценоэлементов приводит к образованию разных форм организации (видов) растительного покрова, в зависимости от характера ценоэлементов и их роли в системе. В любом явлении природы имеются главные стороны, элементы и подчиненные элементы. Также и в растительном покрове имеются ведущие, определяющие ценоэлементы и подчиненные, так как при взаимодействии всегда какая-либо сторона преобладает и равенство действий может быть лишь временным. В лесу чаще всего такой главной стороной выступает древесный ярус (по отношению к моховому и травяному покровам). Конечно, временами и в некоторых отношениях стороны меняются местами. Моховой покров и травы могут определять будущий облик леса, влияя на ход возобновления древесных пород.

Наличие главных ценоэлементов признается фитоценологами в форме выделения эдификаторов (Поплавская, 1924), детерминантов, от которых зависит общий характер социальных соотношений в сообществе (Сукачев, 1931), силовиков (Раменский, 1938), разных по силе воздействия эдификаторов (Соколов, 1947; Ниценко, 1965), видов, ответственных за фитоценотический отбор (Шенников, 1964). Е. М. Лавренко (1959) и Б. Н. Норин (1968) прямо подчеркивают, что в сообществе обязательно имеются; и их следует выделять, основные и подчиненные синузии.

Пространственное положение главных ценоэлементов определяется многими факторами, как действующими постоянно, так и однократно в прошлом: первичной средой, воздействием антропогенных, зоогенных, пирогенных и других факторов; иными ценоэлементами (моховой покров и возобновление древесных пород); ценоэлементами, существовавшими в прошлом. Но коль скоро эти главные ценоэлементы существуют, они определяют облик подчиненных ценоэлементов. Характер (качество) и степень воздействия зависят от образующих ценоэлемент растений. Ель и осина различаются по характеру изменения ими среды и по степени ее изменения. Меньшей степенью изменения среды вызывается бóльшая пестротность травяного покрова в осинниках по сравнению с ельниками. Ель, являясь сильным эдификатором, значительно снижает вариабильность среды, но не выравнивает ее полностью (Ипатов, Тархова, Заверюха, 1967). С другой стороны, при одинаковом качественном воздействии главных ценоэлементов даже при однородной первичной среде возможны количественные различия в разных точках пространства. Отсюда возникает возможность существования многих подчиненных ценоэлементов. Но общий набор их и внешние границы данной формы организации растительного покрова определяются главными ценоэлементами и их границами.

Возможны формы организации растительного покрова, в которых имеется один главный ценоэлемент — конфасция, ценоячейка, синузия — их мы называем простыми. Также возможны и сложные формы, где имеется несколько главных элементов — конфасций, ценоячеек, синузий. Сложные формы, видимо, могут в принципе существовать, когда трансформация среды главными ценоэлементами хотя и различается, но по отношению к подчиненным ценоэлементам, с которыми они взаимодействуют, это различие несущественно. Внешние границы в этом случае обусловливаются общей границей главных ценоэлементов, за которой воздействие на подчиненные ценоэлементы меняется существенно.

Взяв за основу главные ценоэлементы, мы выделяем три простые формы организации растительного покрова: 1) коном (главный ценоэлемент — конфасция), 2) ценом (главный ценоэлемент — ценоячейка), 3) сином (главный ценоэлемент — синузия). Подчиненные ценоэлементы могут быть представлены в виде разных сочетаний конфасций, ценоячеек и синузий. Кономом является дерево на лугу и все конфасции, ценоячейки, синузии травяного и мохового покрова, мико- и микрофлора в зоне воздействия дерева. Коном — кочка осоки дернистой со всем ее прочим растительным населением, но при условии, что кочка образована одним организмом. В противном случае она должна считаться ценомом. К такой же категории следует отнести и отдельную ель в березняке со свитой растений напочвенного покрова. Примерами ценома могут служить: группа деревьев на лугу в совокупности с травяным и моховым ярусами и т. п., особенности которых (состав, обилие и размещение) определяются древесной ценоячейкой; группа елей (ценоячейка) в березняке с травами и мхами под их кронами. В молодых сосняках иногда наблюдается групповое размещение сосен и соответствующая им пятнистость напочвенного покрова — это также ценомы. Примеры синома: участок монодоминантного луга; участок леса с равномерным распределением по территории древесного яруса и одинаковым воздействием его на напочвенный покров во всех точках, следовательно, с однородным в той части, что зависит от влияния древостоя, и равномерным напочвенным покровом (сосняк с покровом из зеленых мхов) или же с пятнистым покровом, если пятнистость вызвана неоднородностью среды.

Коному, ценому и синому в определенных отношениях соответствуют такие фитоценотические категории, как микрогруппировка (Ярошенко, 1961), парцелла (Дылис и др., 1964), фитоценоз. О полном совпадении предлагаемых понятий с отдельными существующими категориями нельзя говорить прежде всего потому, что при понимании конома, ценома и синома мы исходим из характера взаимодействия, а их морфология рассматривается как производная. В перечисленных же категориях на первый план выступает морфология. По-видимому, наибольшее соответствие имеется между микрогруппировкой и растительной частью парцеллы, с одной стороны, и ценомом, с другой. Вместе с тем и коном также может рассматриваться как один из вариантов микрогруппировки. Сином близок по объему к фитоценозу при практическом его выделении.

Здесь возникает вопрос о соотношении понятий «фитоценоз» и «форма организации растительного покрова». Нам представляется, что любые формы организации растительного покрова, как простые — коном, ценом, сином, так и сложные (мы их не рассматривали), являются фитоценозами. При таком понимании фитоценоза удовлетворяются три основных требования, предъявляемых к нему: 1) наличие взаимодействия растений, 2) однородность в определенном отношении и 3) наличие пространственных границ (Ипатов, 1966). Любая форма организации растительного покрова. подходит под определение фитоценоза, в котором основным и достаточным признаком считается наличие взаимодействия между растениями (Завадский, 1934; Сукачев, 1950; Лавренко, 1959). Однородность или однотипность в ряде определений признается необходимым атрибутом фитоценоза (Шенников, 1934; Сукачев, 1935; Ниценко, 1953; Сукачев и др., 1957). Можно говорить только об относительной однородности (однотипности) и только в определенном отношении. Однородность разных форм организации растительного покрова заключается в одинаковом качественном воздействии главных ценоэлементов на подчиненные, что может вызвать и сравнительную однотипность их набора (при однородной «первичной» среде). Однотипность заключается также в однотипности внешних связей фитоценоза (взаимодействие фитоценоза в целом со средой), которая определяется главным ценоэлементом. Такого рода однотипность внутренних и внешних связей может выражаться и в однородности некоторых признаков морфологии, состава, но эти признаки меняются в зависимости от типа фитоценоза. Однотипность в указанном смысле не является формальной, а есть свойство фитоценоза (Александрова, 1965). При понимании фитоценоза как контура однородность (гомогенность) его является обязательным признаком (Василевич, 1968), но ее характер и природа иные. В этом случае речь идет об однородности в заданных признаках, ее мера условна. Признаки и мера меняются в зависимости от цели исследования и от принятых масштабов выделения контуров. Наличие пространственных границ — практическое требование. При выделении и описании конкретных фитоценозов необходимо или условно разграничивать соседние фитоценозы, или найти реальную границу между ними. Этот признак производный и вытекает из однородности (однотипности). Как уже было показано, фитоценозы в смысле форм организации растительного покрова обладают пространственными границами постольку, поскольку они морфологически выражены. Таким образом, под фитоценозом мы предлагаем понимать любую форму организации растительного покрова или совокупность взаимообусловленных и взаимодействующих ценоэлементов.

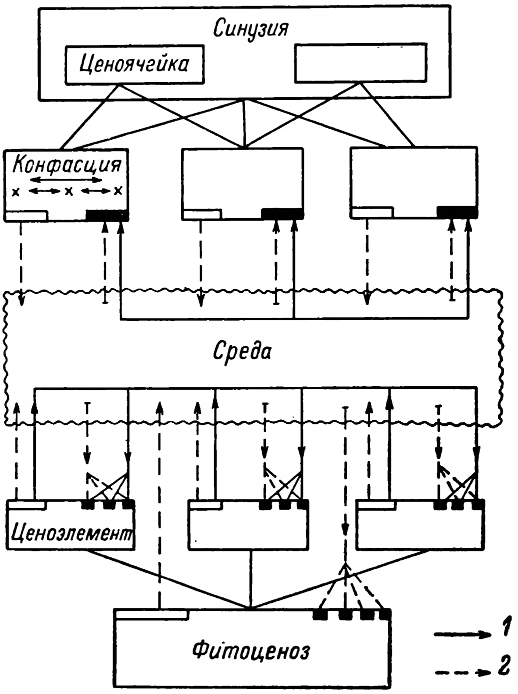


Рис. 2. Схема взаимодействия в ценосистемах и экосистемах.

— взаимодействие элементов в ценосистемах; 2 — взаимодействие элементов в экосистемах.

В заключение приводим схему взаимодействий в фитоценозе и его элементах, а также связей между фитоценозом и его элементами со средой (рис. 2). Нам представляется, что среда выступает в двух качествах. При взаимодействии растений друг с другом, ценоэлементов между собой она является каналом связи, резервуаром и источником вещества и энергии, а эти последние тем, посредством чего взаимодействуют элементы друг с другом. Эта среда не входит в систему как элемент, поэтому конфасции, ценоячейки, синузии, фитоценозы (иономы, ценомы, синомы, сложные формы растительного покрова) можно назвать ценосистемами. Среда выступает как тело, как элемент других систем — экосистем при взаимодействии с отдельными растениями, ценоэлементами, фитоценозами (ценосистемами). В первом качестве она выступает и в экосистемах, являясь субстратом и «силой», посредством которых осуществляется взаимодействие между средой — элементом и экосистемами. Такое расчленение растительности (как и вообще живого и среды) оправдано не только в целях исследования, методически (Василевич, 1968), но, по-видимому, и объективно. Ценосистемы и экосистемы, существуя как самостоятельные образования, пространственно совмещены.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1965). К вопросу о выделении фитоценозов в растительном континууме. Бот. журн., 9. — Беклемишев В. Н. (1960). Пространственная и функциональная структура популяций. Бюлл. МОИП, 65, 2. — Быков Б. А. (1953). Геоботаника. — Василевич В. И. (1968). Место математических методов в решении некоторых проблем геоботаники. В сб.: Основные проблемы современной геоботаники. — Вернадский В. И. (1926). Биосфера, 1—2. — Вернадский В. И. (1939). О размножении организмов и его значении в механизме биосферы. Изв. АН СССР, 20, 9 и 12. — Гортинский Г. Б. (1969). О способах количественной оценки изменчивости процесса дифференциации особей в сообществе. — Гулисашвили В. З. (1950). Особенности возникновения и развития лесных сообществ. Агробиология, 2. — Дылис Н. В., А. И. Уткин и И. М. Успенская. (1964). О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 69, 4. — Завадский К. М. (1934). Что такое фитоценоз. Сов. бот.,

5. — Зелькина О. С. (1959). О понятии структуры. В сб.: Некоторые философские вопросы современного естествознания. — Ипатов В. С. (1966). О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни растений. Вестн. ЛГУ, 15. — Ипатов В. С. (1967). Некоторые аспекты общественной жизни растений. Вестн. ЛГУ, 15. — Ипатов В. С. (1968). Дифференциация древостоя. 1. Вестн. ЛГУ, 21. — Ипатов В. С., Т. Н. Тархова, С. Г. Заверюха. (1967). Изменчивость среды в пределах микрогруппировок и некоторые требования ее учета. Вестн. ЛГУ, 3. — Карпов В. Г. (1960). Основные итоги экспериментальных исследований взаимоотношений между растениями в лесах средней тайги. Бот. журн., 2. — Карпов В. Г. (1961). О влиянии конкуренции корней деревьев на ассимиляционную деятельность таежных трав в еловых лесах. ДАН СССР, 140, 5. — Карпов В. Г. (1967). Взаимные отношения между растениями как фактор динамики лесного биогеоценоза. Лесоведение, 6. — Кедров Б. М. (1959). О соотношении форм движения материи в природе. Вопросы философии, 4. — Келлер Б. А. (1938). Растения и среда. Экологические типы и жизненные формы. Растительность СССР, I. — Келли А. (1952). Микотрофия у растений. — Лавренко Е. М. (1959). Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. Полевая геоботаника, 1. — Лавренко Е. М., В. М. Свешникова. (1968). Об основных направлениях изучения экобиоморф в растительном покрове. В сб.: Основные проблемы современной геоботаники. — Липпмаа Т. М. (1946). О синузиях. Сов. бот., 3. — Мазинг В. В. (1965). Об изучении мозаичности и комплексности растительного покрова. Изв. АН Эст. ССР, 14, сер. биолог., 1. — Мамзин А. С. (1968). О форме и содержании в живой природе. — Ниценко А. А. (1953). Понятие о фитоценозе в современной советской геоботанике. Вестн. ЛГУ, 1. — Ниценко А. А. (1965). О фитоценотипах. Бот. журн., 6. — Норин Б. Н. (1965). О синузиальном сложении растительного покрова лесотундры. Бот. журн., 6. — Норин Б. Н. (1968). О некоторых понятиях фитоценологии и геоботаники (в их применении к растительному покрову Крайнего Севера). Бот. журн., 9. — Норин Б. Н. (1970). О функциональной структуре растительных группировок лесотундры. Бот. журн., 2. — Погребняк П. С. (1963). Общее лесоводство. — Поплавская Г. И. (1924). Опыт фитосоциологического анализа растительности целинной заповедной степи Аскания Нова. Журн. Русск. бот. общ., 9. — Преображенский А. В. (1953). Вековой опыт ведения хозяйства в Лисинском и Охтенском лесхозах. — Работнов Т. А. (1950). Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. Проблемы ботаники [I]. — Раменский Л. Г. (1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. — Рейнер М. и В. Нельсон-Джонс. (1949). Роль микоризы в питании деревьев. — Свидерский В. И. (1962). О диалектике элементов и структуры в объективном мире и познании. — Соколов С. Я. (1947). Фитоценотические типы. ДАН СССР, 55, 20. — Сукачев В. Н. (1931). Руководство к исследованию типов лесов. — Сукачев В. Н. (1935). Терминология основных понятий фитоценологии. Сов. бот., 5. — Сукачев В. Н. (1950). О некоторых основных вопросах фитоценологии. В сб.: Проблемы ботаники. — Сукачев В. Н. (1956). О современных проблемах изучения растительного покрова. Бот. журн. СССР, 4. — Сукачев В. Н., С. В. Зонн, П. П. Мотовилов. (1957). Методические указания к изучению типов леса. — Ткаченко М. Е. (1955). Общее лесоводство. — Трасс Х. Х. (1964). Вопросы теоретического обоснования метода синузий в фитоценологии. В сб.: Изучение растительного покрова острова Сааремаа. — Уранов А. А. (1935). О сопряженности компонентов растительного ценоза. Уч. зап. Московск. пед. инст., фак. естествознания, 1. — Уранов А. А. (1955). Количественное выражение межвидовых отношений в растительном сообществе. Бюлл. МОИП, 60, 3. — Харпер Дж. (1964). Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений. В сб.: Механизмы биологической конкуренции. — Шенников А. П. (1934). Что такое фитоценоз. Сов. бот., 5. — Шенников А. П. (1964). Введение в геоботанику. — Ярошенко П. Д. (1961). Геоботаника. — Bertalanffy L. (1956). General systems theory, 1. — Sakai Kan-Ichi, Mukaide Hiromasa. (1967). Estimation of genetic environmental, and competitional variances in standing forest. Silvae genet., 16, 5—6. — Sakai Kan-Ichi, Mukaide Hiromasa, Tomita Koji. (1968). Interspecific competition in forest trees. Silvae genet., 17, 1.

Ленинградский государственный университет. (Получено 11 V 1969).

SUMMARY

A plant community is regarded as a system. The problem of the interaction between coeno-elements within a plant community and between plants within coeno-elements of plant communities is considered, as well as the pathways of the genesis of simple forms of organization in the vegetational cover.

УДК 581.527.4 : 582.545.2 (729.1)

С. Г. Сааков

ЭНДЕМИЧНЫЕ ПАЛЬМЫ КУБЫ

С 8 рисунками и 4 картами

S. G. SAAKOV. ENDEMIC PALMS OF CUBA

В 1966 г. во время пребывания (февраль—май) на Кубе автору статьи представилась возможность обследовать все шесть провинций страны на предмет изучения эндемичных пальм, установления районов распространения и условий местообитания их. Кроме полевых работ удалось ознакомиться с гербариями, а также литературой в Отделе ботаники экспериментальной базы агрономии Академии наук Кубы в Сантьяго-де-лас-Вегас и в парке-дендрарии в Соледаде.

Поездки по стране были организованы директором экспериментальной азы АН Кубы Оливером Алонсо, проф. Акунья и научным центром Республики Кубы (завед. отделом Г. Сид).

В группе Антильских островов Куба является самым крупным, она расположена в северной части тропического пояса западного полушария, южнее тропика Рака, между 20 и 23° с. ш. Протяженность острова с запада на восток примерно 1200 км, а ширина от 38 до 145 км (в восточной провинции Ориенте), доходя в самой узкой части до 38 км на востоке провинции Пинар-дель-Рио (западная провинция). Береговая линия острова, протяженностью около 4200 км, сильно изрезана, здесь много заливов и бухт; на острове имеются пониженные, болотистые, а также возвышенные места и горы.

Прибрежная зона сложена из гранита, кораллов, известняка, имеются аллювиальные наносы, песок. Высокие горы расположены в основном в восточной части острова (провинция Ориенте) — Сьерра-Маэстра с известным пиком Туркино, высотой 2000—2100 м, а также Сьерра-де-Кристаль, Сьерра-де-Имиас, Сьерра-де-Баракоа и другие горы. В западной части (провинция Пинар-дель-Рио) горы Сьерра-де-лос-Органос и Сьерра-дель-Росарио значительно ниже (728 м), чем в провинции Ориенте. Возвышенности имеются и в других провинциях. Например горы Тринидад (до 900 м) и Санкти-Спиритус (Святого духа) в провинции Лас-Вильяс, Сьерра-де-Кубитас в провинции Камагуэй и т. д. Лесов мало. Много саванн, особенно в провинциях Камагуэй, Матансас, Лас-Вильяс, Гавана, а также в южной и северной части провинции Пинар-дель-Рио и в западной части провинции Ориенте.

В провинции Пинар-дель-Рио горы известковые, подвержены значительному выветриванию и размыву осадками; в результате этих процессов они легко подвергались разрушению и нередко на громадной территории, более или менее ровной, можно видеть как бы разбросанные каменные громады — огромные скалы, именуемые Моготес; в этом отношении широко известен район Виньалес. Здесь почвы плодородные, в основном красноземы, на которых разводят ценные сельскохозяйственные растения. Плодородны почвы также в провинциях Матансас, Лас-Вильяс, Камагуэй, о чем будет сказано ниже.

На Кубе температура воздуха не подвержена значительным колебаниям в течение года — имеется незначительная разница (3—4°). Незначительна она между летними и зимними показателями — например для Гаваны разница между минимумами в январе и в августе составляет не более 5°, а между максимумами — до 4°.

Выпадение осадков резко колеблется в течение года. Наиболее дождливым является период с мая по октябрь, причем и в этот период максимальное количество осадков выпадает в мае, июне, сентябре и октябре, несколько меньше их в июле и августе. Сухой период с ноября по апрель, когда ежемесячно выпадает не более 75 мм (пров. Пинар-дель-Рио, Матансас, Лас-Вильяс, Камагуэй, Ориенте), за исключением ноября, когда выпадает до 100 мм. Ориентировочно осадков выпадает 1250—1300 мм ежегодно в провинциях Пинар-дель-Рио, Гавана и Матансас и 1000—1100 мм в провинциях Лас-Вильяс, Камагуэй и Ориенте. Такое распределение осадков в сочетании с высокой температурой воздуха и качеством почвы (с учетом и такого мощного фактора, как незначительная площадь лесов) накладывает отпечаток на развитие растительности и на состав ее.

На Кубе основные местонахождения пальм примерно следующие: прибрежная растительность, участки с зарослями леса между саванной и прибрежной полосой, известковокаменистые Моготес, саванны, культивируемые территории и леса.

В прибрежной полосе имеются участки с песчаными почвами, на которых из пальм господствуют *Thrinax wendlandiana*,[1] *Copernicia hospita*, а из других растений часты *Ipomoea pescaprae* (L.) Sweet, нередки крупные деревья *Coccoloba uvifera* L., которая растет даже в полосе, заливаемой водой; недалеко от последней иногда можно видеть *Chrysobalanus icaco* L., *Canavalia maritima* Thonais, в значительном количестве *Tournefortia gnaphalodes* (L.) R. Br., *Borrichia arborescens* (L.) DC. и различные травы, в том числе *Uniola paniculata* L. Несколько повыше, вне зоны воздействия морской воды, нередки пальмы *Thrinax wendlandiana*, *Copernicia glabrescens*, *Acoelorraphe wrightii*, часто встречается *Thrinax wendlandiana* с *Lantana camara* L. Такую картину нам пришлось видеть на южном берегу провинции Пинар-дель-Рио.

Нередко песчаный берег резко сменяется каменистой почвой известкового происхождения, весьма легко поддающейся выветриванию и действию воды (по ней даже трудно ходить из-за исключительно негладкой, острозубой поверхности). На этих участках обычно можно видеть *Coccoloba uvifera* L., пальмы на таких местах не встречаются. В этой же прибрежной полосе нередки мангровые заросли с типичной *Rhizophora mangle* L., *Picrodendron macrocarpum* Britt. и другими растениями, в том числе *Avicennia nitida* Jacq. В районе мангров пальм нет, однако за ее пределами пальмы встречаются в составе зарослей деревьев и кустарников, которые находятся на границе с саванной, вернее между прибрежной полосой и саванной. Такие заросли обычны не только в южной провинции Пинар-дель-Рио, но имеются и в других провинциях. Почва в этих лесах каменистая, и по сравнению с прибрежной частью, особенно мангровыми участками, здесь полуаридные условия; некоторые растения, в частности пальма *Sabal japa*, лучше развиваются под пологом других растений.

На известковых влажных, ровных прибрежных аллювиальных почвах, а также за полосой мангров, много пальм *Roystonea regia* в сообществе с *Cupania glabra* Sw., *Eugenia jambos* L., *Oxandra lanceolata*, *Belotia grewiaefolia* A. Rich. и многих травянистых растений из сем. *Gramineae.*

В этой провинции значительные площади заняты соснами — холмы сплошь покрыты *Pinus caribaea* Morelet и *P. tropicalis* Morelet; из пальм здесь произрастают *Copernicia glabrescens*, *C. occidentalis*, а также *Coccothrinax yuraguana*, а на открытых холмах — *Coccothrinax crinita* и *Copernicia glabrescens*, особенно южнее населенных пунктов Лас-Посас, южнее Ла-Пальма, Ла-Мулата.

---

[1] **Авторы названий пальм приведены в табл. 1.**

Известково-каменистые территории встречаются в основном в провинции Пинар-дель-Рио, и наиболее типичной в этом отношении является широко известная Моготес в районе Виньалес. Для этой территории типичны огромные известковые скалы, покрытые растительностью; условия здесь аридные. Вся остальная территория более или менее ровная или несколько пересеченная и в значительной мере обрабатывается под сельскохозяйственные растения. Из пальм здесь много *Roystonea regia*, на скалах же растут пальмы *Gaussia princeps*, *Thrinax punctulata* (*Thr. microcarpa* Sarg.).

Саванны в основном пальмовые, в первую очередь сабалевые, из *Sabal parviflora*, *S. florida*; имеются саванны, состоящие из *Copernicia*, *Copernicia* с *Sabal* и *Coccothrinax*. Развиты также и саванны, где произрастают лишь пальмы *Colpothrinax wrightii* или *Colpothrinax* с *Acoelorraphe wrightii*. Пальма *Roystonea regia* распространена повсюду, но в сухих саваннах на ровных местах встречается редко, предпочитает более увлажненные места; ее много в окультуренных саваннах, занятых под сахарный тростник и табак.

Среди богатой флоры Кубы пальмы представлены значительным разнообразием. Сбором гербария и изучением пальм Кубы занимались ботаники Гумбольдт (Humboldt), Бонплан (Bonpland), Кунт (Kunth) в начале XIX в., Рамон де ла Сагра (Ramon de la Sagra, 1860), Гризебах (Grisebach, 1860—1862), Райт (Ch. Wright, 1867), Кертис (A. Curtis, 1904), Беккари (O. Beccari, 1907), Экман (L. Ekman, 1914), Бриттон (N. Britton, 1918), Вильсон (P. Wilson, 1918), Шафер (J. Shafer, 1918), Урбан (J. Urban), Ройг (J. Roig), Акунья (J. Acuña). Значительное внимание изучению пальм было уделено ботаником Германо Леон (Hermano León, 1931—1955), который дал обработку семейства пальм во «Флоре Кубы» (т. I, 1946). Позже (1958) появились работы Дальгрена и Глассмана (Dahlgren и Glassman), посвященные роду *Copernicia*.

Семейство пальм на Кубе представлено 14 родами; из веерных пальм здесь имеются *Acoelorraphe*, *Coccothrinax*, *Colpothrinax*, *Copernicia*, *Hemithrinax*, *Sabal*, *Thrinax*. Перистолистные пальмы представлены родами *Acrocomia*, *Bactris*, *Calyptrogyne*, *Euterpe*, *Gaussia*, *Pseudophoenix*, *Roystonea*.

На основании изучения гербария пальм на экспериментальной базе в Сантьяго-де-лас-Вегас и обследования мест произрастания и распространения их в различных районах во всех провинциях Кубы, а также имеющихся данных в литературе нами предпринята попытка дать обзор эндемичных пальм Кубы и привести сведения по экологии и биологии их.

По нашим уточненным данным, на Кубе произрастают представители 14 родов пальм, охватывающих 72 вида и 12 разновидностей. Видовое разнообразие и распространение пальм по провинциям показано в табл. 1.

Суммарно по провинциям пальмы представлены следующим образом:

Пинар-дель-Рио — 10 родов, 21 вид, 1 форма.
Гавана — 10 родов, 14 видов, 1 форма.
Матансас — 6 родов, 11 видов, 1 форма.
Лас-Вильяс — 10 родов, 26 видов, 2 формы.
Камагуэй — 7 родов, 24 вида, 2 формы.
Ориенте — 11 родов, 43 вида, 7 форм.

Некоторые роды пальм имеют ограниченный ареал и встречаются лишь в одной провинции. Так, род *Bactris* распространен лишь в Ориенте. *Euterpe* — в Ориенте, *Colpothrinax* — в Пинар-дель-Рио и *Gaussia* — в Пинар-дель-Рио.

По разнообразию пальм, особенно отдельных родов, выделяется восточная часть Кубы — провинции Ориенте и Камагуэй. Так, например, род *Coccothrinax* на Кубе представлен 21 видом и 9 формами и все они — эндемы. Из них 13 видов и 3 формы или 60% распространены только в Ориенте, и 3 вида и 3 формы в Ориенте и Камагуэй, в восточной части Кубы распространено 80% всего видового разнообразия рода.

ТАБЛИЦА 1

Распространение эндемичных пальм по провинциям Кубы

Пальма	Пинар-дель-Рио	Гавана	Матансас	Лас-Вильяс	Камагуэй	Ориенте
Acoelorraphe wrightii Wendl.	+	+	—	+	—	—
Acrocomia armentalis Bailey	+	+	+	+	+	+
A. pilosa León	—	—	—	—	—	+
A. subinermis León ex Bailey	—	+	—	—	—	—
Bactris cubensis Burret	—	—	—	—	—	—
Calyptrogyne clementis León	—	—	—	—	—	+
C. dulcis G. Maza	+	+	—	—	—	—
C. intermedia G. Maza	+	—	—	—	—	—
C. microcarpa León	—	—	—	+	—	—
Coccothrinax acuñana León	—	—	—	—	—	+
C. alexandri León	—	—	—	—	—	+
C. a. var. *nitida* León	—	—	—	—	—	+
C. argentea var. *guantamense* León	—	—	—	—	—	+
C. bermudezii León	—	—	—	—	—	+
C. clarensis León	—	—	—	+	—	—
C. c. var. *brevifolia* León	—	—	—	+	—	—
C. c. var. *perrigida* León	—	—	—	—	+	—
C. crinita Becc.	+	—	—	+	—	—
C. fragrans Burret	—	—	—	—	—	+
C. garciana León	—	—	—	—	—	+
C. gundlachii León	—	—	—	—	—	+
C. hiorami León	—	—	—	—	—	+
C. litoralis León	—	—	+	+	+	+
C. martii Becc.	—	—	—	—	—	+
C. miraguama (H. B. K.) Becc.	+	+	+	+	+	+
C. miraguama var. *arenicola* León	+	+	—	—	—	—
C. m. var. *cupularis* León	—	—	—	—	—	—
C. m. var. *macroglossa* León	—	—	—	—	—	+
C. m. var. *roseocarpa* León	—	—	+	—	—	—
C. muricata León	—	—	—	—	+	—
C. m. var. *savannarum* León	—	—	—	—	—	+
C. pauciramosa Burret	—	—	—	—	—	+
C. pseudorigida León	—	—	—	—	+	—
C. p. var. *acaulis* León	—	—	—	—	+	—
C. rigida Becc.	—	—	—	—	—	+
C. salvatoris León	—	—	—	—	+	+
C. saxicola León	—	—	—	—	—	+
C. victorini León	—	—	—	—	—	+
C. yuraguana León	+	—	—	—	—	—
C. y. var. *orientalis* León	—	—	—	—	—	+
Colpothrinax wrightii Griseb. et Wendl.	+	+	—	—	—	—
Copernicia baileyana León	—	—	—	—	+	+
C. brittonorum León	+	—	—	+	—	—
C. burretiana León	—	—	—	+	+	—
C. cowellii Britt. et Wils.	—	—	—	—	+	—
C. curbeloi León	—	—	—	—	+	+
C. curtissii Becc.	+	+	—	+	—	—
C. fallaense León	—	—	—	+	+	—
C. gigas Ekm. ex Burret	—	—	—	+	+	+
C. glabrescens Wendl. ex Becc.	+	+	+	—	—	—
C. hospita Mart.	—	—	+	+	+	+
C. humicola León	—	—	—	—	—	+
C. longiglossa León	—	—	—	—	—	+
C. macroglossa Wendl. ex Becc.	—	+	+	+	+	—
C. molineti León	—	—	—	+	—	—
C. occidentalis León	+	—	—	—	—	—
C. oxycalix Burret	—	—	—	—	+	+
C. rigida Britt. et Wils.	—	—	—	+	+	+
C. roigii León	—	—	+	—	—	+
C. sueroana León	—	—	—	+	+	—
C. × *shaferi* Dahlg. a. Glassm	—	—	—	—	+	—

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Пальма	Пинар-дель-Рио	Гавана	Матансас	Лас-Вильяс	Камагуэй	Ориенте
C. × *textilis* (León) Dahlg. a. Glassm.	—	—	—	+	+	+
C. × *vespertilionum* (León) León	—	—	—	+	—	+
C. yarey Burret var. *yaery*	—	—	—	—	+	+
C. y. var. *robusta* León	—	—	—	—	—	+
Euterpe globosa Gaertn.	—	—	—	—	—	+
Gaussia princeps Wendl.	+	—	—	—	—	—
Hemithrinax compacta Hook. f.	—	—	—	—	—	+
H. ekmaniana Burret	—	—	—	+	—	—
H. rivularis León	—	—	—	—	—	+
H. savannarum León	—	—	—	—	—	+
Pseudophoenix sargentii Wendl.	—	—	—	+	+	+
Roystonea lenis León	—	—	—	—	—	+
R. regia (H. B. K.) Cook	+	+	+	+	+	+
R. r. var. *pinguis* Bailey	—	—	—	—	—	+
R. stellata León	—	—	—	—	—	+
R. violacea León	—	—	—	—	—	+
Sabal florida Becc.	+	—	—	+	—	+
S. japa Wr.	+	+	—	+	—	—
S. mayarum Bartlett	+	—	—	—	—	—
S. parviflora Becc.	+	+	+	+	+	+
Trinax drudei Becc.	+	—	—	—	—	—
T. punctulata Becc.	+	+	+	—	—	—
T. wendlandiana Becc.	+	+	+	+	+	+
Всего по провинции:	родов 10 видов 21 форм 1	родов 10 видов 14 форм 1	родов 6 видов 11 форм 1	родов 10 видов 26 форм 2	родов 7 видов 24 форм 2	родов 11 видов 43 форм 7

Род *Copernicia* представлен 23 эндемичными видами и 1 формой. Из них 8 видов и 1 форма локализованы только в провинциях Ориенте и Камагуэй, т. е. 33% в восточных провинциях, а всего этот род в обеих этих провинциях представлен 16 видами и 1 формой, т. е. 70% видового разнообразия.

Род *Roystonea* охватывает 4 вида и 1 форму. Из них в восточной провинции Ориенте локализованы 3 вида и 1 форма, т. е. 75%, и лишь 1 вид встречается во всех провинциях.

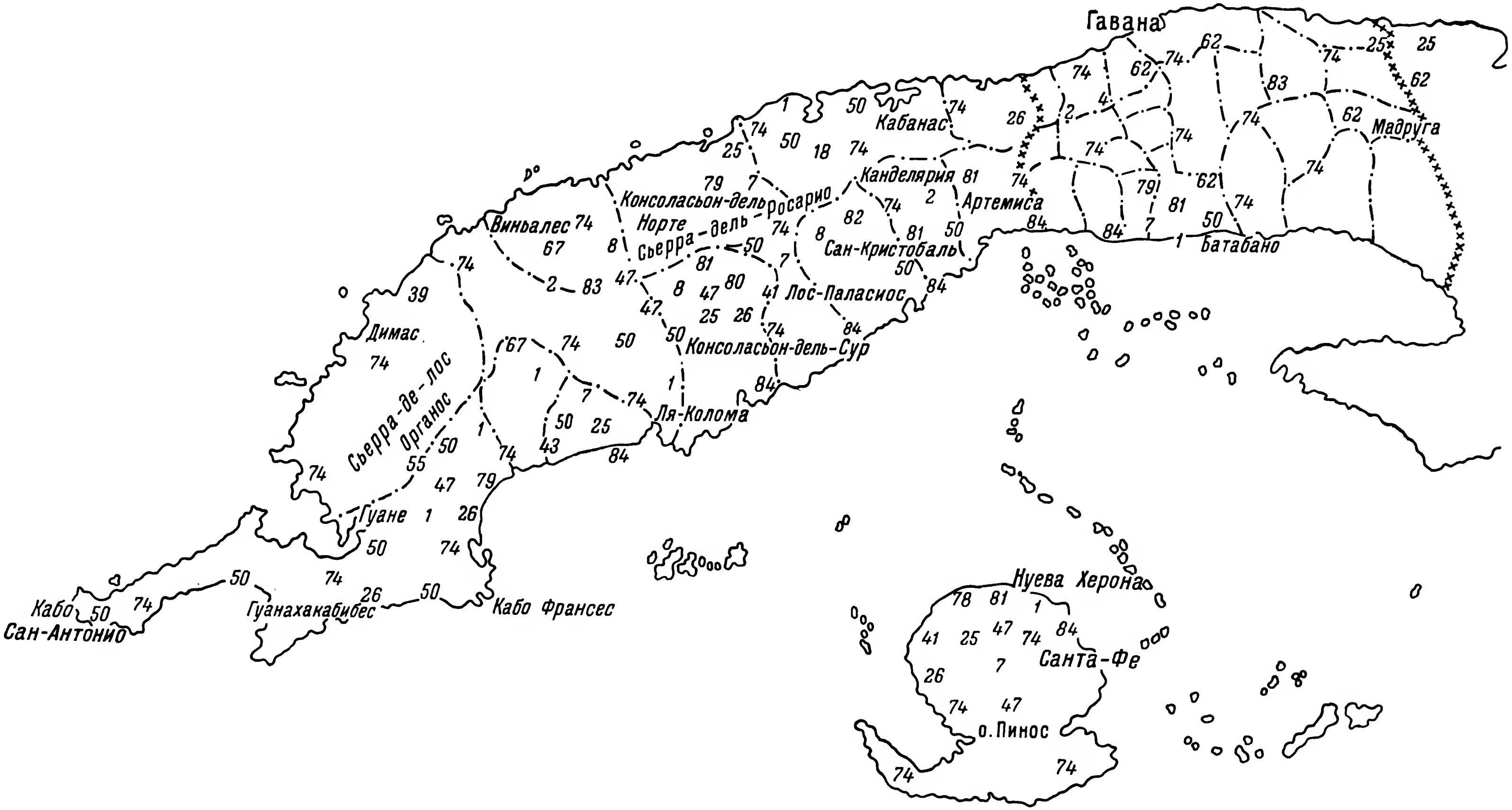
Род *Hemithrinax* на Кубе представлен 4 эндемичными видами, из них 2 вида в Ориенте, 1 вид в Ориенте и Камагуэй, т. е.75% в восточной части острова.

Род *Calyptrogyne* — 4 эндемичных вида, и все они встречаются лишь в западной части (пров. Пинар-дель-Рио, Гавана, Матансас и частично в Лас-Вильяс) острова.

Распространение всего разнообразия эндемичных пальм Кубы показано на картах, составленных нами (карты 1—4).

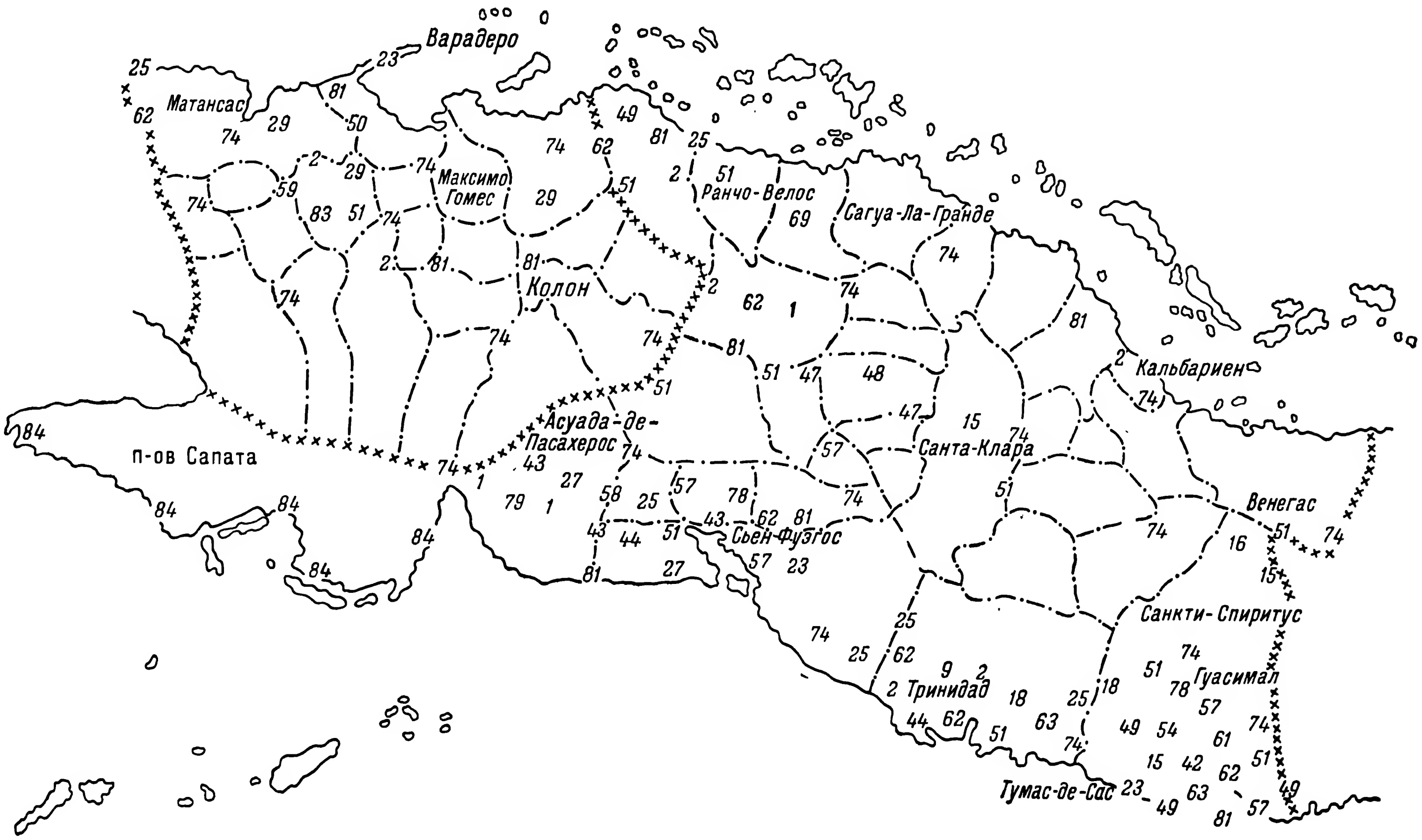
Анализируя места произрастания пальм можно отметить следующее. Большинство пальм является типичными растениями саванн. Сюда следует отнести *Acoelorraphe wrightii*, *Acrocomia armentalis* (частично), *Coccothrinax alexandri*, *C. clarensis*, *C. clarensis* var. *brevifolia*, *C. hiorami*, *C. fragrans*, *C. miraguama*, *C. miraguama* var. *arenicola*, *C. miraguama* var. *cupularis*, *C. miraguama* var. *macroglossa*, *C. miraguama* var. *roseocarpa*, *C. muricata*, var. *savannarum*, *C. pseudorigida*, *C. rigida*, *C. salvatoris*, *C. yuraguana*, *Colphothrinax wrightii*, все представители рода *Copernicia*, *Hemithrinax ekmaniana*, *H. savannarum*, *Roystonea regia* (повсюду), *Sabal florida*, *S. mayarum*, *S. parviflora*, *Thrinax wendlandiana*, *T. punctulata*.

На холмистых местах и реже в горах (куда некоторые пальмы подымаются до высоты 800 м) распространены *Acrocomia armentalis* (частично),

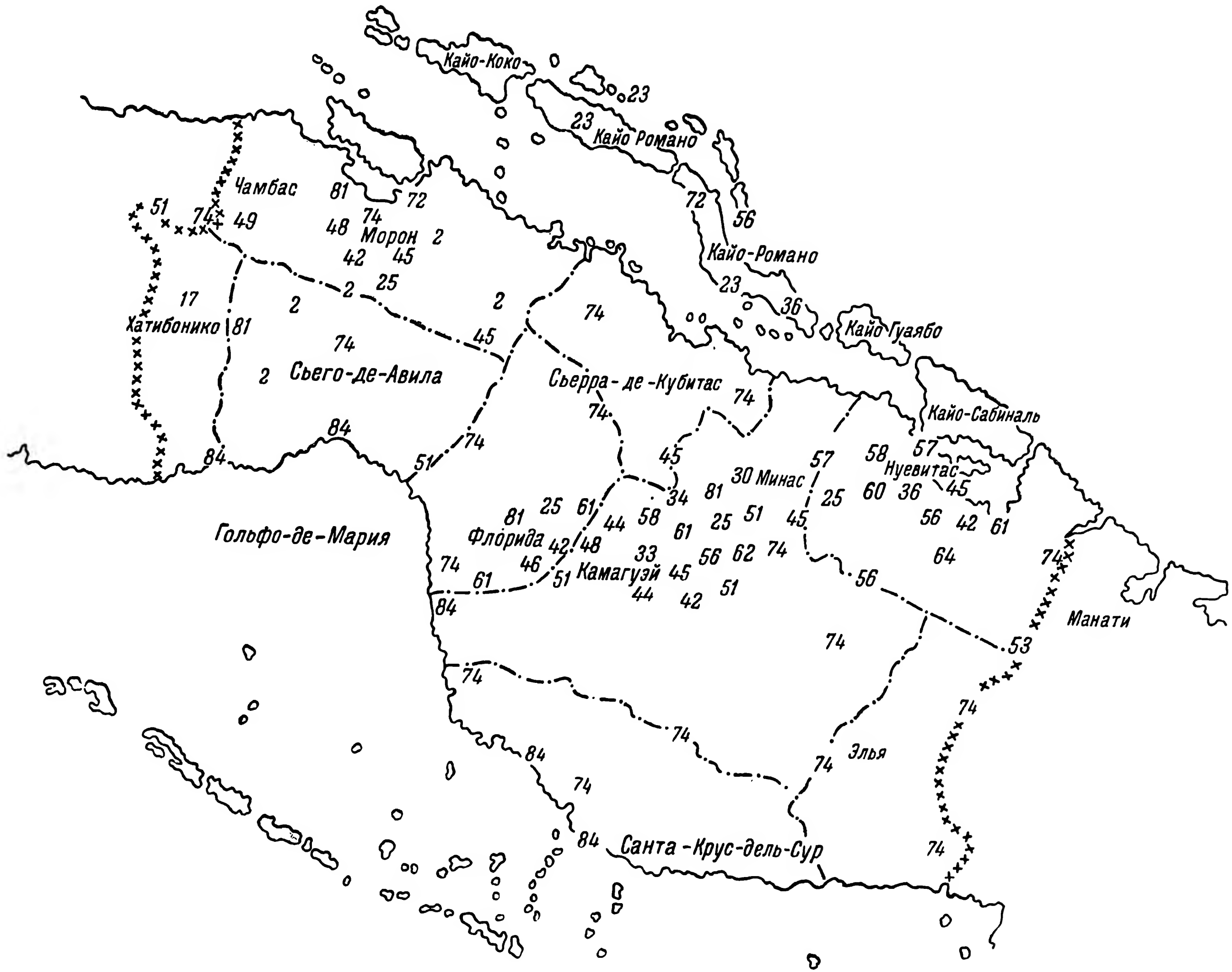


Карта 1. Распространение эндемичных пальм в провинциях Гавана и Пинар-дель-Рио.

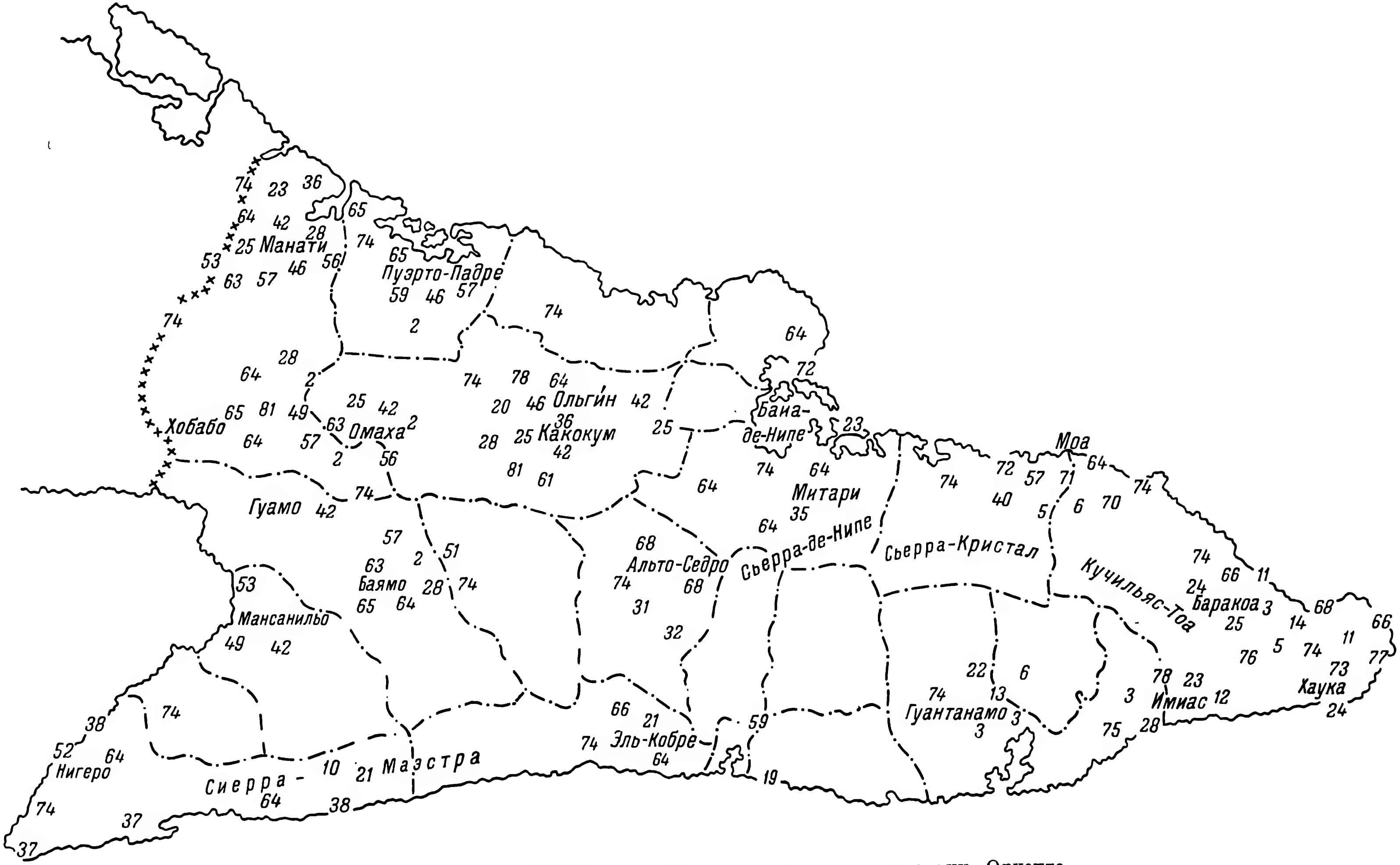
Пояснения к картам 1—4 см. на стр. 305.



Карта 2. Распространение эндемичных пальм в провинциях Матансас и Лас-Вильяс.



Карта 3. Распространение эндемичных пальм в провинции Камагуэй.



Карта 4. Распространение эндемичных пальм в провинции Ориенте.

1 — *Acoelorraphe wrightii* Wendl.
2 — *Acrocomia armentalis* Bailey
3 — *A. pilosa* León
4 — *A. subinermis* León ex Bailey
5 — *Bactris cubensis* Burret
6 — *Calyptrogyne clementis* León
7 — *C. dulcis* G. Maza
8 — *C. intermedia* G. Maza
9 — *C. microcarpa* León
10 — *Coccothrinax acuñana* León
11 — *C. alexandri* León
12 — *C. alexandri* var. *nitida* León
13 — *C. argentea* var. *guantanamense* León
14 — *C. bermudezii* León
15 — *C. clarensis* León
16 — *C. clarensis* var. *brevifolia* León
17 — *C. clarensis* var. *perrigida* León
18 — *C. crinita* Becc.
19 — *C. fragrans* Burret
20 — *C. garciana* León
21 — *C. gundlachii* León
22 — *C. hiorami* León
23 — *C. litoralis* León
24 — *C. martii* Becc.
25 — *C. miraguama* Becc.
26 — *C. miraguama* var. *arenicola* León
27 — *C. miraguama* var. *cupularis* León
28 — *C. miraguama* var. *macroglossa* León
29 — *C. miraguama* var. *roseocarpa* León
30 — *C. muricata* León
31 — *C. mirucata* var. *savannarum* León
32 — *C. pauciramosa* Burret
33 — *C. pseudorigida* Burret
34 — *C. pseudorigida* var. *acaulis* León
35 — *C. rigida* Becc.
36 — *C. salvatoris* León
37 — *C. saxicola* León
38 — *C. victorini* León
39 — *C. yuraguana* León
40 — *C. yuraguana* var. *orientalis* León
41 — *Colpothrinax wrightii* Griseb. et Wendl.
42 — *Copernicia baileyana* León
43 — *C. brittonorum* León
44 — *C. burretiana* León
45 — *C. cowellii* Britt. et Wils.
46 — *C. curbeloi* León
47 — *C. curtissii* Becc.
48 — *C. fallaense* León
49 — *C. gigas* Ekm. ex Burret
50 — *C. glabrescens* Wendl. ex Becc.
51 — *C. hospita* Mart.
52 — *C. humicola* León
53 — *C. longiglossa* León
54 — *C. molinetii* León
55 — *C. occidentalis* León
56 — *C. oxycalix* Burret
57 — *C. rigida* Britt. et Wils.
58 — *C. sueroana* León
59 — *C. roigii* León
60 — *C.×shaferi* Dahlg. et Glassm.
61 — *C. textilis* (León) Dahlg. et Glassm.
62 — *C. macroglossa* (*C. torreana*) León
63 — *C.×vespertilionum* León
64 — *C. yarey* Burret var. *yarey*
65 — *C. yarey* var. *robusta* León
66 — *Euterpe globosa* Gaertn.
67 — *Gaussia princeps* Wendl.
68 — *Hemithrinax compacta* Hook. f.
69 — *H. ekmaniana* Burret
70 — *H. rivularis* León
71 — *H. savannarum* León
72 — *Pseudophoenix sargentii* Wendl.
73 — *Roystonea lenis* León
74 — *R. regia* Cook
75 — *R. regia* var. *pinguis* Bailey
76 — *R. stellata* León
77 — *R. violacea* León
78 — *Sabal florida* Becc.
79 — *S. japa* Wr.
80 — *S. mayarum* Bartlett
81 — *S. parviflora* Becc.
82 — *Thrinax drudei* Becc.
83 — *Th. punctulata (microcarpa)* Becc.
84 — *Th. wendlandiana* Becc.

A. pilosa (прибрежная предгорная терраса до 300 м), *Bactris cubensis*, *Calyptrogyne clementis*, *C. microcarpa*, *Coccothrinax acuñana*, *C. alexandri*, *C. alexandri* var. *nitida*, *C. bermudezii*, *C. crinita*, *C. garciana*, *C. gundlachii*, *C. miraguama*, *C. muricata*, *C. pauciramosa*, *C. pseudorigida*, *C. saxicola*, *C. victorini*, *Euterpe globosa*, *Gaussia princeps*, *Hemithrinax rivularis*, *H. compacta*, *Roystonea regia*, *R. regia* var. *pinguis*, *R. lenis* (горные террасы до 500 м), *R. stellata* (горные террасы до 300 м), *R. violacea* (предгорная терраса не выше 100 м, иногда до 500 м), *Thrinax drudei*.

Во влажных местах в ассоциации с другими породами встречаются *Acoelorraphe wrightii*, *Calyptrogyne dulcis*, *C. intermedia*, *Sabal japa*, *Roystonea regia*, *Sabal parviflora*. На прибрежных местах распространены *Thrinax wendlandiana*, *Copernicia hospita*, *Pseudophoenix sargentii*, *Coccothrinax litoralis*, *Copernicia glabrescens*, *Coccothrinax gundlachii*.

Растительность саванн состоит в основном из одних пальм и травяного покрова почвы. Анализируя состав пальм в саваннах всех провинций острова, необходимо отметить весьма интересное обстоятельство, а именно: почти все пальмы саванн — это вееролистные пальмы и только в некоторых саваннах и при том только на серпентинах иногда встречается перистолистная *Acrocomia armentalis* Bailey и, местами, но в основном на пониженных участках — *Roystonea regia* (табл. 2).

Перейдем к обзору пальм по провинциям.

Провинция Пинар-дель-Рио. В этой провинции саванны расположены к югу и к северу от горных хребтов Сьерра-дель-Росарио и Сьерра-де-лос-Органос, которые простираются почти по центру

ТАБЛИЦА 2

Некоторые данные об эндемичных пальмах Кубы

Растение	Народное название	Сроки цветения	Сроки плодоношения	Местообитание
Acoelorraphe wrightii	Guano prieto	III—IV	VII	Саванны влажные и полусухие.
Acrocomia armentalis	Corojo	III, V	IV—V	Саванны сухие и нижние части холмов, серпентины.
A. pilosa	»	—	—	Холмы.
A. subinermis	»	—	—	Полувлажные почвы.
Bactris cubensis	Palma pajua, palmilla	—	—	Серпентины, известковые почвы и увлажненные места гор северного и южного побережья.
Calyptrogyne clementis	—	—	—	Горные районы.
C. dulcis	Manaca	—	—	Вдоль ручьев, пониженные, влажные места и под пологом деревьев.
C. intermedia	»	—	—	Вдоль ручьев, влажные места.
C. microcarpa	—	—	XI	На предгорьях.
Coccothrinax acuñana	—	VI	—	На склонах гор, 400—500 м, реже до 1000 м.
C. alexandri	Yuraguana	II	X	На каменистых местах Маиси.
C. a. var. *nitida*	—	—	VII	На холмах возле Имиас.
C. argentea var. *guantamense*	Guano blanco	—	—	Прибрежные, места заливов р. Гуантанамо.
C. bermudezii	Yuraguana enana	—	VIII	На пониженных местах в районе Маиси.
C. clarensis	—	III	III	Серпентины на сухих почвах вдоль ручьев в районе р. Примеро.
C. c. var. *brevifolia*	—	III	III	По краям серпентина седловины перевала Хабоси.
C. c. var. *perrigida*	—	—	I	Вдоль центральной автострады на сухих местах между Хатибонико и Сьего-де-Авила.
C. crinita	Palma petate	V, VI	VIII	На холмах, на глинисто-щебнистых почвах.
C. fragrans	—	—	—	В прибрежной полосе.
C. garciana	—	III	III	На сухих кремнеземных почвах, на холмах.
C. gundlachii	—	VIII	VIII	В прибрежной полосе в зоне горы Сьерра-Маэстро, пик Туркино.
C. hiorami	—	III	III	Нижняя часть холмов на известковой почве в р-не Гуантанамо и Кайманера.

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Растение	Народное название	Сроки цветения	Сроки плодоношения	Местообитание
C. litoralis	Yuraguana-de-Costa	XII	XII	На песчаных почвах пляжа Муэртос, Манати.
C. martii	—	—	—	Плоскогорья Буэна-Виста, Хауко, Баракоа.
C. miraguama	Miraguano (в зап. провинциях), Yuraguana (в восточных — Лас-Вильяс и Ориенте)	VII	IV, VIII	Саванны сухие, на щебнистых почвах.
C. m. var. *arenicola*	—	VIII	VIII	На песчаных почвах сухих саванн.
C. m. var. *cupularis*	—	—	—	Возвышенности прибрежья южной части п-ова Сапата-Ориенталь, возвышенности Бартолина.
C. m. var. *macroglossa*	—	—	VI	Саванны сухие, почвы щебнистые.
C. m. var. *roseocarpa*	—	VIII	VIII	На кремнеземных почвах холмов Ботинос и Камариока.
C. muricata	—	XII	XII, I	На каменистых местах, до 100 м над ур. м.
C. m. var. *savannarum*	—	—	I	Саванна сухая, отроги горы Сьерра-Нипе; почвы щебнистые.
C. pauciramosa	—	—	—	Саванна сухая, в районе Байата-де-Миранда.
C. pseudorigida	—	VII	VII	Нижняя часть возвышенностей на сухих щебнистых почвах.
C. p. var. *acaulis*	—	—	—	Саванна сухая, севернее Камагуэй-де-ла-Пунта, на щебнистых почвах.
C. rigida	Yuraguana vestida	—	—	Серпентины на сухих щебнистых почвах предгорий.
C. salvatoris	Yuraguana	I	I	На возвышенных сухих почвах Баиа-де-Маната.
C. saxicola	—	—	XII	Отвесные скалы в р-не Дудосо и дель-Баньо.
C. victorini	—	I	—	На сухих местах, вдоль ручьев.
C. yuraguana	Miraguano	III	VI	По краям серпентина на холмах, на щебнистых почвах.
C. y. var. *orientalis*	—	III	IV	В сосняке, на выс. 500—600 м, на песчаных почвах.
Colpothrinax wrightii	Palma barregona	—	III	Саванна полусухая, а также на увлажненных местах, но дренируемых, на питательных почвах.
Copernicia baileyana	Yarey, yarey hembra, yareyon	II, VI	—	Саванна сухая, на суглинистых и щебнистых почвах.
C. brittonorum	Yarey de Costa, guano yaery jata de Costa, jata de montana	—	—	Прибрежная часть п-ова Сапата-Ориенталь на полувлажных суглинисто-песчаных почвах.
C. burretiana	Palma jata	XII, III	—	Саванна сухая, на щебнистых почвах.
C. cowellii	Jata, jata enana	VIII—I	—	Саванны сухие, почвы щебнистые.

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Растение	Народное название	Сроки цветения	Сроки плодоношения	Местообитание
C. curbeloi	Yarey de tejer, yarey macho	II—III	—	В зарослях и полусухих саваннах северной и южной части пров. Ориенте.
C. curtisii	Guano espinosa, guano hediondo, guano jata, guano prieto	II—V VIII—IX	VI	Сухие саванны.
C. fallaense	Yarey, yarey macho	V—VI	—	Саванны полусухие, на суглинистых и щебнистых почвах.
C. glabrescens	Guano, guano blanco, guano jata	I—V	VI—VIII	Саванны полусухие, на холмах, на щебнистых почвах.
C. gigas	Barrigon, hediondo, palma cana, yareyon	V—IX	—	Саванны полусухие и влажные, на легких суглинках.
C. hospita	Guano cana, guano hediondo, guano espinoso, guano jata	II—VII	—	Саванны сухие и полусухие, на почвах щебнистых и легких суглинистых.
C. humicola	Yarey	II	—	На пониженных влажных местах на границе с мангровами.
C. longiglossa	Palma jata	XII—III	—	На низменных и полухолмистых местах; почвы щебнисто-суглинистые.
C. macroglossa	Jata de guanabacoa	XII, VIII	—	Саванна сухая и полувлажная, почвы щебнистые и суглинистые, а также на заболачиваемых на короткое время местах.
C. molinetii	Yarey	—	—	Саванна сухая, почвы щебнистые.
C. occidentalis	Guano blanco	VIII	—	Саванна сухая и влажная, почвы песчаные и щебнистые.
C. oxycalix	Yata macho	I—IV, IX	—	Саванна сухая и полувлажные щебнистые почвы.
C. rigida	Yata guatacuda, Jata	VII, VIII II и III	—	Саванна сухая, почвы суглинистые и песчанистые.
C. roigii	Yarey de sabana	I	—	Саванна полувлажная.
C. × *shaferi* (*C. cowellii* × *C. hospita*)	None	II—III	—	Саванна сухая, почвы щебнистые.
C. sueroana	Yata de tallo largo	—	—	Саванна сухая и полувлажная, почвы щебнистые.
C. × *textilis* (*C. hospita* × *C. baileyana*)	Guano fuerte, yarey	II—III	—	Саванна влажная, почвы суглинистые.

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

Растение	Народное название	Сроки цветения	Сроки плодоношения	Местообитание
C. × *respertilionum* (*C. gigas* × *C. rigida*)	Jata de los murcielagos	I—II	—	Влажные почвы, в низменных местах и в полусухих саваннах.
C. yarey var. *yarey*	Yarey hediondo	V—I	—	Саванна сухая, почвы суглинистые.
C. y. var. *robusta*	None	V, I	—	Саванна сухая и полусухая, на щебнистых почвах.
Euterpe globosa	Palma justa, palma boba	—	I	Горы до 800 м, почвы суглинистые, щебнистые.
Gaussia compacta	Palma caule, yuraguancillo yarey	—	VII—VIII	На известковых почвах, на скалах.
G. princeps	Palma barrigona de Sierra	III—IV VI—VIII	VIII—XI	На известковых почвах, на скалах.
Hemithrinax ekmaniana	—	—	—	То же.
H. rivularis	—	—	VI, VII	Саванны влажные в прибрежной зоне ручьев и рек.
H. savannarum	—	IV	VII	Саванны влажные в прибрежной зоне.
Pseudophoenix sargentii	Guano de guinea	VI, VII	—	Прибрежная полоса северного побережья восточной части острова.
Roystonea lenis	Palma de seda	VIII	X	На ровных и пониженных местах холмов.
R. regia	Palma real	I—XII	I—XII	На всех почвах, в саваннах, на холмах и предгорных местах.
R. r. var. *pinguis*	—	VII	XI	В холмистых местах, на всех почвах.
R. stellata	Palma blanca	IV	—	На холмах, на всех почвах.
R. violacea	Palma criola azul	VII	X	То же.
Sabal florida	Guano cana, palma cana	I	—	Саванны полувлажные и влажные.
S. japa	Cana japa, rabo de toti	II	—	Саванны влажные, вдоль ручьев и в зарослях прибрежной зоны.
S. mayarum	—	—	VIII	Саванны влажные.
S. parviflora	Palma cana, guano cana	IV, VI	IX	Саванны сухие и влажные, на сухих почвах и влажных, болотистых.
Thrinax drudei	—	—	—	На известковых и каменистых почвах.
Th. punctulata	Palmita, guano	VI	I	На известковых скалах.
Th. wendlandiana	Guano de costa, miraguano de lana, guano campeche	III, IV V	IV	На песчаных местах прибрежной полосы острова.

провинции. Крайняя западная часть провинции выдается в море в виде вытянутого полуострова, она наиболее пониженная и почти безлесная.

Весьма интересна громадная территория, занимаемая саванной в районе Эррадура-дель-Сур; из пальм здесь господствуют *Acoelorraphe wrightii* или *Acoelorraphe wrightii* с *Colpothrinax wrightii* (рис. 1).

Саванны с кремнеземными почвами — наиболее засушливые. Здесь встречается эндемичная, узколокализованная пальма *Colpothrinax wrightii*, из других растений — *Kalmiela simulata* Britt. et Wils., *Miconia wrightii* Triana (*Pachyanthus wrightii* Griseb.) и некоторые другие. В саваннах, несколько увлажненных, полугумидных, преобладает пальма *Acoelorraphe wrightii*, а из травянистых растений много злаков (*Aristida refracta* Griseb., *Andropogon virgatus* Desv., *Panicum condensum* Nash. и др.) и растений из сем. *Cyperaceae*, в частности *Rhyndrospora* spp.

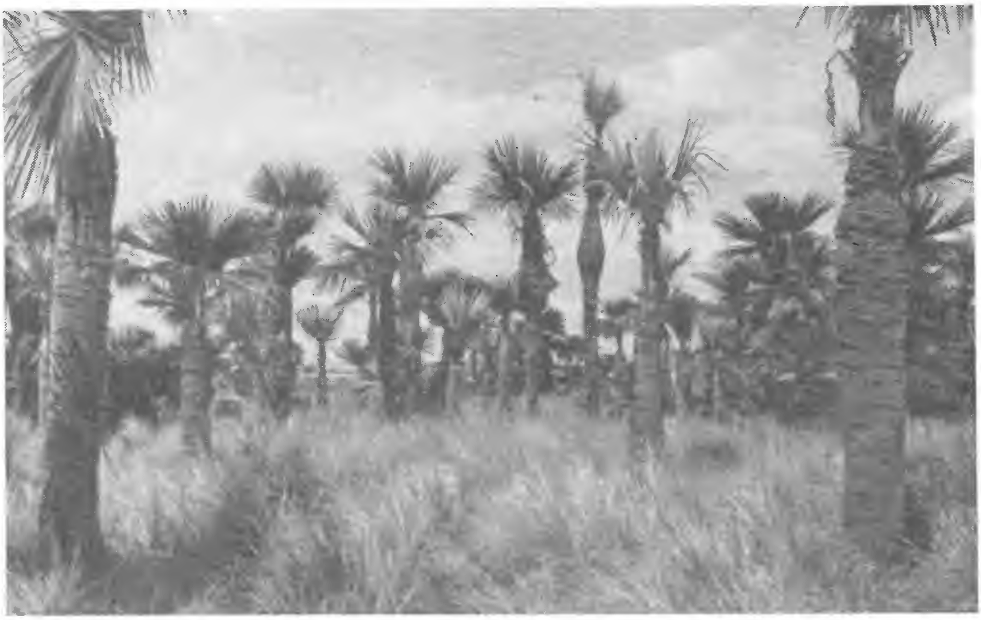


Рис. 1. Саванна пальмовая; *Acoelorraphe wrightii* Wendl. с примесью *Colpothrinax wrightii* Griseb. ex Wendl. Район Эррадура-дель-Сур, провинция Пинар-дель-Рио.

В саваннах с почвами типа краснозема растут сосны *Pinus caribaea* Morel. и *P. tropicalis* Morel., а из пальм — *Colpothrinax wrightii*, *Coccothrinax miraguama* var. *arenicola*, *Copernicia curtissii*, из других растений чаще всего *Byrsonima crassifolia*, *B. wrightiana*, *B. verbascifolia*.

Распространение *Colpothrinax wrightii* локализовано только в этой провинции. Травяной покров состоит в основном из *Andropogon* sp., *Sorgastrum stipoides* (H. B. K.) Nash., *Aristida refracta* Griseb., *Paspalum* sp.

В саванне в районе Санта-Фе на песчанистых, но влажных почвах распространена в значительном количестве пальма *Acoelorraphe wrightii*; встречаются также чистые насаждения пальмы *Colpothrinax wrightii* (рис. 2) на участках с лучшими условиями дренажа почвы; эта пальма распространена и на о. Пинос.

В других саваннах, расположенных южнее Консоласьон-дель-Сур, южнее Сан-Кристобаль, в Кандельариа, Сан-Лис, распространена *Sabal parviflora*, встречающаяся на обширной территории колониями, отдельными группами и в одиночку, не считая молодых растений, которые иногда покрывают значительные участки саванны. Часто эта пальма произрастает совместно с *Copernicia hospita* и *C. glabrescens*, иногда на пониженных местах, в ассоциации с другими лесными породами, вместе с *Sabal florida* и *S. japa*. Почвы в этих саваннах суглинистые, известковопесчанистые, местами красноземы, известково-щебнисто-каменистые красноземы с выходами камня на поверхности. В период отсутствия дождей травянистые растения в саваннах выгорают.

В этих южных прибрежных частях провинции встречаются небольшие леса. Из древесных пород здесь, на известковых каменистых почвах, произрастают: *Hibiscus tiliaceus* L., *Annona glabra* L., *Calophyllum brasilense* Camb. var. *antillanum* Britt., *Rauwolfia cubana* DC., *Gymnanthes lucida* Sw., *Stigmaphyllon sagraeanum* A. Juss., *Lysoloma bahamense* Benth., *Swietenia mahagoni* (L.) Jacq., *Cecropia peltata* L., *Cedrela mexicana* M. J. Roem., *Guettarda combsii* Urb., *Erythrina berteroana* Urb., *Trichilia havanensis* Jacq., *Mastichodendron (Sideroxylon) foetidissimum* (Jacq.) Cronquist, *Solanum torvum* Sw., *S. erianthum* D. Don, *Guazuma tomentosa* H. B. K., *Comocladia dentata* Jacq., *Hamelia patens* Jacq. и ряд других растений. Из пальм обычны *Sabal japa*, *S. parviflora*, *Calyptrogyne dulcis*, *Roystonea regia*.

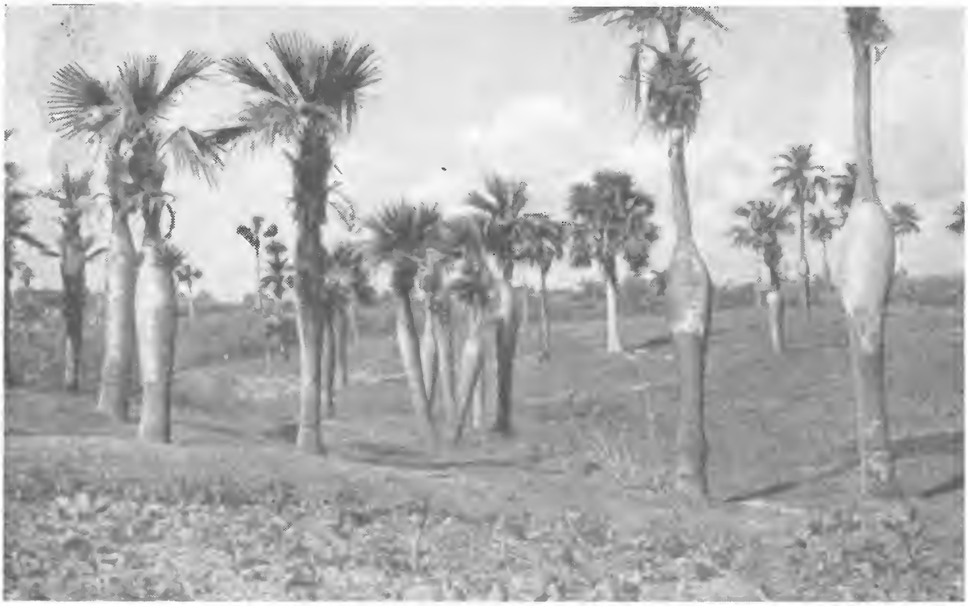


Рис. 2. Саванна пальмовая; *Colpothrinax wrightii* Griseb. ex Wendl. Район Санта-Фе, провинция Пинар-дель-Рио.

Из названных пальм *Caliptrogyne dulcis* произрастает лишь на пониженных влажных местах, а также вдоль речек, в ассоциации с другими древесными породами и достигает 8—10 м высоты; на открытых местах она встречается реже и достигает лишь 5 м. В сильно изреженных местах эта пальма растет лишь вдоль речек и часто совместно с *Roystonea regia*, под ее пологом.

Copernicia glabrescens встречается группами и в одиночку на прибрежных известковых песках, в ассоциации с *Lantana camara* L., *Ipomoea pes capre* (L.) Sweet, и тут же местами попадаются крупные экземпляры *Coccoloba uvifera* L., *Ficus*, *Tournefortia gnaphaloides* R. Br. Из пальм на территории полуострова обычна *Sabal parviflora*, местами *S. japa*, почва — каменистый краснозем. В восточной части полуострова, уже приближаясь к населенному пункту Гуане, в саваннах мы встретили много *Sabal parviflora*, *S. florida*, *Thrinax* (рис. 3).

В северной половине провинции Пинар-дель-Рио обширная территория района Виньалес окружена скалистыми возвышенностями. На крупных скалах — большое количество *Thrinax punctulata* и *Gaussia princeps*. Пальмы растут непосредственно на известковых скалах, *Gaussia princeps* резко выделяется своей бутылеобразновытянутой (в верхней части) формой светло-серого ствола (народное название пальмы «Barrigona de Sierra», что означает боченкообразная горная) и перистыми листьями.

Gaussia princeps и *Thrinax punctulata* засухоустойчивы и солеустойчивы; эти пальмы произрастают на известняках, где фактически почти отсутствует почва и подолгу не выпадают дожди, и находятся в прекрасном состоянии, со свежей кроной зеленых листьев. Обе пальмы произрастают совместно с другими древесными породами — *Cedrela mexicana* M. Roem., *Cordia gerascanthus* L., *Tabebuia pentaphylla* (L.) Hemsl., *Clusia rosea* Jacq., *Cecropia peltata* L., *Agave ekmanii* Trelease еще выше в горы подымается *Bombax emarginatum* (A. Rich.) Wr., резко выделяющийся своим зеленым стволом, и *Spathelia brittonii* P. Wils. Пальма *Roystonea regia* встречается повсюду и нередко как бы обрамляет подножия скал (рис. 4), но ее несомненно много и в низинной части на всей территории провинции.

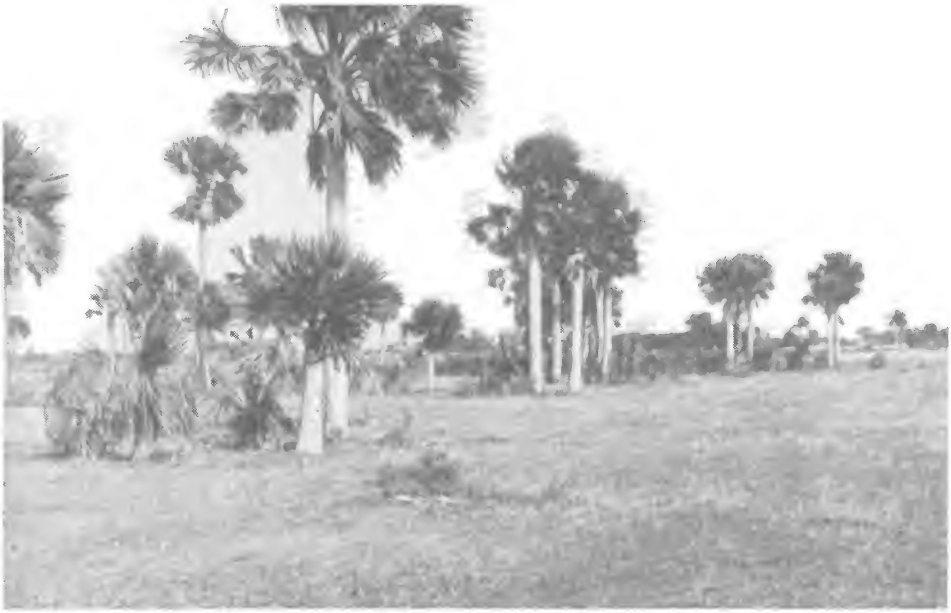


Рис. 3. Саванна пальмовая; *Sabal parviflora* Becc., *Candelaria*, провинция Пинар-дель-Рио.

На холмах перевала (при переходе из южной части провинции в северную) имеются небольшие леса. Из пальм здесь обычна *Roystonea regia* и из других пород в первую очередь нужно отметить *Pinus tropicalis* Moril. и *Quercus virginiana* Mill., в небольшом количестве *Curatella americana* L., *Bursera simaruba* L., *Matayba oppositifolia* (Rich.) Britton, *Urechites lutea* (L.) Britton, *Stigmaphyllum sagroeanum* A. Juss. и ряд других растений; на значительной территории распространен чистый сосняк.

В нижнем ярусе встречаются *Genipa americana* L., *Didymopanax morototoni* Decsn. et Planch., *Nectandra antillana* Meisn., *Bauchinia cumanensis* H. B. K., *Xylopia aromatica* (Lam.) Mart., *Eugenia jambos* Alston, *Eugenia buxifolia* Willd., *Amaioua corymbosa* H. B. K., *Clidemia hirta* D. Don, *Guarea guara* P. Wils., *Casearia aculeata* Jacq. и *C. sylvestris* Sw., *Lantana camara* L., *Byrconima crassifolia* (L.) DC., *Buchenavia capitata* (Vahl.) Eichl., *Guazuma tomentosa* H. B. K., *Piper aduncum* L., ряд других растений и, конечно, *Roystonea regia*.

На совершенно открытых склонах — *Roystonea regia*, *Spondias mombin* L., *Cedrela mexicana* Roem., *Calycophyllum candidissimum* DC., *Asclepias currassavica* L.

В провинции Пинар-дель-Рио пальма *Coccothrinax crinita* занимает ограниченный район, преимущественно севернее Лас-Посас и южнее населенного пункта Ла-Пальма, на голых холмах, часто в сообществе с *Copernicia glabrescens* и *C. occidentalis*. Ограничено распространение также и пальмы *Coccothrinax yuraguana*, резко выделяющейся своими небольшими веерными листьями, короткими, но широкими сегментами, тонким стволом, высотой не более 3 м; весьма характерно для нее и то, что остатки черешков листьев на стволе выделяются почти точно прямыми линиями — один расположен над другим.

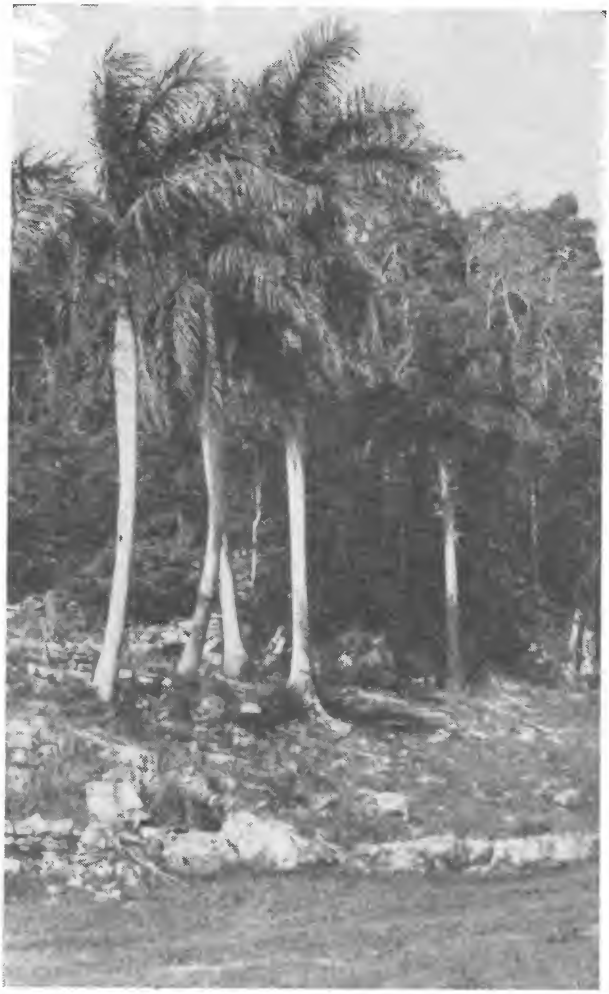


Рис. 4. Пальмы *Roystonea regia* Cook у подножия известковых скал. Район Виньалес, провинция Пинар-дель-Рио.

Пальма *Calyptrogyne dulcis* южнее Лас-Посас подымается на возвышенности высоко, до 200 м, но распространена преимущественно в нижней части ложбин, вдоль ручьев и реже на открытых местах. Ей сопутствуют *Eugenia jambos* Alston, *Matayba oppositifolia* (Rich.) Britton, *Roystonea regia*, *Clusia rosea* Jacq. и другие породы.

Много пальм мы встречали в сосновом лесу из *Pinus caribaea* — на холмах, между населенными пунктами Ла-Пальма и Ла-Мулата и к югу от них. Здесь пальмы *Copernicia occidentalis* и *C. glabrescens*, а также *Coccothrinax yuraguana* составляют основной подлесок (рис. 5). Почвы щебнистые, известковые, местами краснозем с примесью щебня.

Много пальм *Sabal parviflora* и *S. florida* у населенного пункта Канделярия. Западнее города Артемиса встречаются *Acrocomia armentalis.*

Провинции Гавана и Матансас беднее пальмами по сравнению с провинцией Пинар-дель-Рио и другими провинциями. Наибольшее разнообразие пальм сосредоточено в саваннах и в прибрежной части района Батабано, а также на о. Пинос.

В районе Батабано на пониженных местах произрастает *Sabal japa*, а также *Acoelorraphe wrightii*; последняя пальма образует подлесок на громадной территории насаженного леса из *Casuarina equisetifolia* Forst., разбитого на кварталы дренажными канавами.

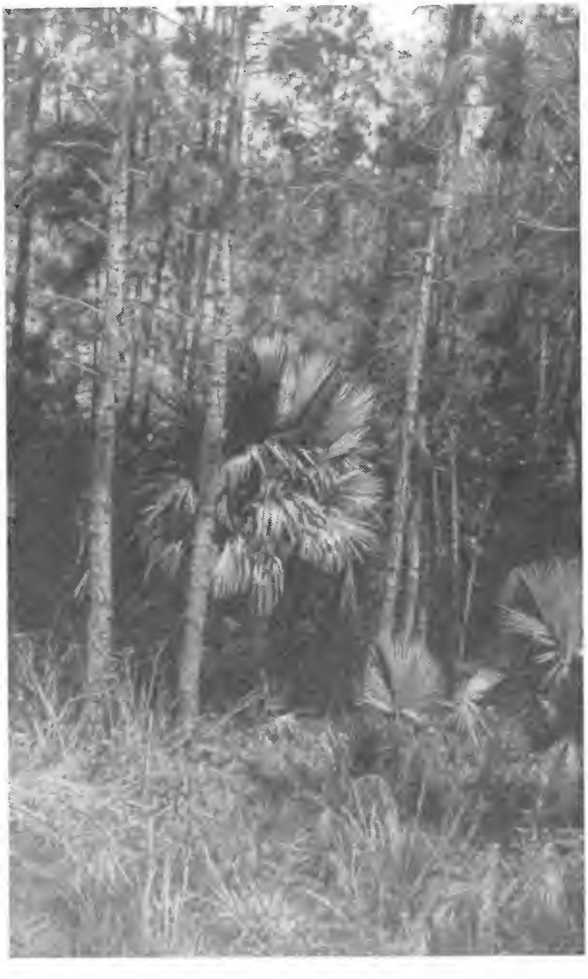


Рис. 5. Сосновый (*Pinus caribaea* Morelet) лес, под пологом — пальмы *Copernicia glabrescens* Wendl., *C. occidentalis* León и *Coccothrinax yuraguana* León. Район Ла-Пальма—Ла-Мулата, провинция Пинар-дель-Рио.

На несколько повышенных местах встречается *Sabal parviflora*, много *Roystonea regia*, а пальма *Acrocomia armentalis* произрастает на сухих местах севернее Батабано. К югу от Гаваны, в районе Гуатао, сосредоточена пальма *Acrocomia subinermis.*

Что же касается *Roystonea regia*, то во всех провинциях везде и всюду она встречается крупными рощами, группами и в одиночку, на возвышенных местах, склонах, буграх, на открытых местах, низинах, вдоль ручьев и на любых почвах, вплоть до каменистых. Значительно распространение *R. regia* на плодородных почвах, можно видеть ее и на прибрежных аллювиальных почвах совместно с *Cupavia glabra* Sw., *Eugenia jambos* Alston, *Oxandra lanceolata* (Sw.) Baill., *Belotia grewiaefolia* A. Rich. и различными травянистыми растениями из сем. *Gramineae*. На Кубе считается, что там, где произрастает *Roystonea regia*, почвы плодородные.

В провинцию Гавана входит также о. Пинос, отделенный от побережья Кубы водной поверхностью шириной в 80 км. На о. Пинос имеется значительное разнообразие пальм: в саваннах, на побережье, а также на холмах в районе Нуэва Херона произрастает 10 видов пальм: *Sabal florida*, *S. parviflora*, *Colpothrinax wrightii*, *Copernicia curtissii* и *Acoelorraphe wrightii* — в саваннах; *Sabal japa* — в лесах и на более открытых местах; *Thrinax punctulata* и *Gaussia princeps* — в горах, на склонах; *Calyptrogyne dulcis* вдоль рек, под пологом, но не выносит заболачивания; *Copernicia glabrescens* — в прибрежной части; *Roystonea regia* — повсюду.

В сухих саваннах *Colpothrinax wrightii* часто встречается в сообществе с *Pinus tropicalis* Morel. и *P. caribaea* Morel.; *Sabal parviflora* предпочитает низменные и влажные места; в саваннах в районе Новой Хероны господствует *Copernicia curtissii*, вдоль побережья на песчаных местах много *Thrinax wendlandiana*; *Acoelorraphe wrightii* предпочитает влажные и низменные места саванн; в сухих саваннах, иногда в ассоциации с *Pinus tropicalis* и *P. caribaea* произрастает *Coccothrinax miraguama* var. *arenicola*, эта пальма резко выделяется густым восковым налетом на нижней стороне листьев. Из травяного покрова в саванне доминируют *Andropogon virginicus*, L., *A. virgatus* Desv., *A. leucostachys* H. B. K., *A. gracilis* Spreng., *Eragrostis cubensis* Hitchc., *E. elliottii* Wats., *Reynaudia filiformis* (Spreng.) Kunth, *Aristida neglecta* León.

Провинция Матансас почти безлесная; на юге она граничит с полуостровом Сапата, входящим в состав провинции Лас-Вильяс. Полуостров низменный и заболоченный; здесь много *Sabal parviflora*, а на возвышенных местах *Coccothrinax miraguana*. В саванне в районе Колон много *Sabal parviflora* и одиночно попадается *Acrocomia armentalis*, в то время как в северной части провинции в районе Варадеро в прибрежных местах распространены *Coccothrinax litoralis* и *Sabal parviflora*; в сухих саваннах, на красноземах, в районе Мигель — *Copernicia hospita*, *C. roigii*, а также *C. glabrescens* и *Thrinax punctulata*. В саванне южнее Ховельянос благодаря любезности коллеги Гильермо Сид нам удалось видеть прекрасную пальму *Roystonea regia*, разветвленную, с тремя крупными ветвями, каждая из которых завершается кроной листьев; это редкое явление среди пальм. В этой же провинции встречается весьма декоративная пальма *Copernicia macroglossa* (*Copernicia torreana*) с крупными и широкими листьями, красиво полускладчато сложенными сегментами, расположенными почти вертикально. Эта пальма в виде чистых насаждений локализована в районе Мадруга и занимает склоны холмов; почвы щебнистые, известковые.

Провинция Лас-Вильяс. Она занимает промежуточное положение между западными и восточными провинциями и является одной из наиболее интересных по разнообразию эндемичных пальм. Здесь много обширных саванн, такие как в районе Сагуа-де-Гранде, Санта-Клара, Манакас, Родас и др., а также горных районов, в основном восточнее Сьенфуэгос, севернее Тринидад и западнее Санкти-Спиритус; имеются и заболоченные места, преимущественно в прибрежной зоне. Почвы в саваннах в основном плодородные, типа красноземов. Каждая саванна имеет свою специфику — в одних распространены одни пальмы, в других — иные. Так, в районе Санта-Доминго и Манакас имеется участок с *Copernicia macroglossa* (саванна Ла-Одилиа), но встречается также *Copernicia hospita* с ярко выраженным восковым налетом на листьях, а также *Copernicia curtissii* и *C. fallaense*. Травяной покров в основном из *Paspalum virgatum* L., *Andropogon*, *Dactyloctenium aegyptium* (L.) Richt., *Eleusine indica* (L.) Gaertn. Особо следует отметить злостный сорняк мара́бу — кустарник *Cailliea glomerata* (Forsk.) Macbride из сем. *Leguminosae*, родом из Африки, он образует непроходимые заросли, глушит любую растительность, легко распространяется на территории саванн на любых почвах. В саваннах идет сильная конкуренция между марабу и пальмами; распростертые крупные листья пальм не в состоянии пробиться через гущу побегов марабу, снабженных шипами, но длинная копьеобразная центральная стрелка пальм свободно проходит через сеть многочисленных побегов сорняка и раскрывается над ними. Значительно хуже обстоит дело с молодыми невысокими пальмами, так как высота кустов марабу достигает 2.5—3 м.

В саваннах этой провинции встречаются также пальмы *Sabal parviflora* и *Coccothrinax miraguama*.

В районе возвышенностей Тринидад и Санкти-Спиритус в саваннах, а также на невысоких холмах много *Acrocomia armentalis*, редки *Sabal parviflora* и *Coccothrinax miraguama*. Много *Acrocomia armentalis* по дороге от Санкти-Спиритус на Хибаро; в саваннах много пальм *Copernicia hospita* и *Sabal parviflora*. Что же касается *Roystonea regia*, то ее много везде.

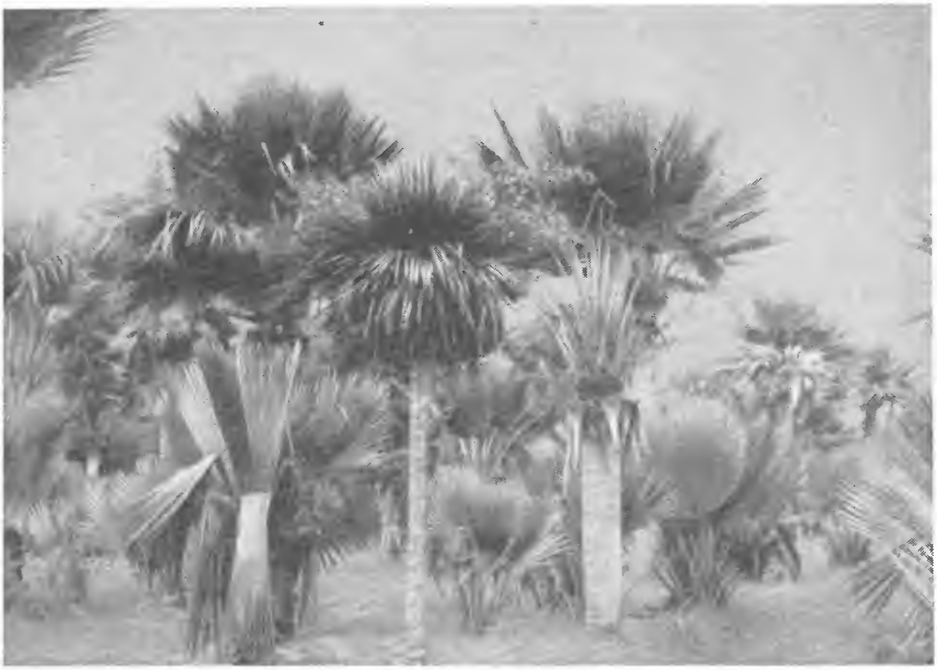


Рис. 6. Саванна пальмовая; на переднем плане *Copernicia vespertilionum* (León) León, сзади (с толстым стволом) *C. gigas* Ekm. ex Burret. Южнее Гуасималь, провинция Лас-Вильяс.

В прибрежной зоне, южнее Гуасимал, особенно южнее оз. Перaлехо саванна состоит сплошь из пальм *Copernicia hospita* и *Sabal parviflora* (рис. 6). Значительная часть этой саванны и других саванн распахивается, но тем не менее пальмы появляются в разных местах. Примерно в 5 км южнее этого озера территория низменная, влажная, местами заболоченная. Здесь много *Sabal florida*, *S. parviflora*, *Copernicia hospita*, *C. vespertilionum*, *C. baileyana*, *C. rigida*, а на самой опушке много *Copernicia macroglossa* (рис. 7). Эта саванна занимает огромное пространство и называется Ла-Коста-дель-Сур, так как примыкает к прибрежной части.

Южнее г. Тринидад, в 5 км от него расположен город Касильда, здесь в прибрежной зоне много пальм *Copernicia macroglossa*, иногда встречается *Acrocomia armentalis*, произрастающая обычно на щебнистых почвах; *Sabal* предпочитает глинистые и суглинистые увлажненные почвы; *Copernicia* — суглинистые полугумидные.

В восточной части провинции Лас-Вильяс почти на границе с провинцией Камагуэй везде господствует *Roystonea regia*, иногда встречается

Sabal parviflora. В прибрежной зоне северной части провинции везде господствует *Roystonea regia*, в районах Кайбариен (на востоке) и Корралильо (на западе) изредка одиночно встречается *Acrocomia armentalis*, кроме *Roystonea regia*, вдоль побережья много *Sabal parviflora*, особенно у Корралильо, а западнее его — *Coccothrinax miraguama*.

Провинция Камагуэй представляет большой интерес по разнообразию пальм. Здесь много саванн, занимающих огромные территории, в основном распаханные, большая прибрежная зона, имеются и возвышенности (Сьерра-де-Кубитас).

В районе Сьего-де-Авила много пальм *Acrocomia armentalis*, встречается и *Sabal parviflora*. В саванне в районе Флориды и особенно к западу от нее — *Sabal florida*, *Coccothrinax miraguama*, *Acrocomia armentalis*, *Copernicia baileyana*, *C. curbeloi*, *C. burretiana*, *C. fallaense*.

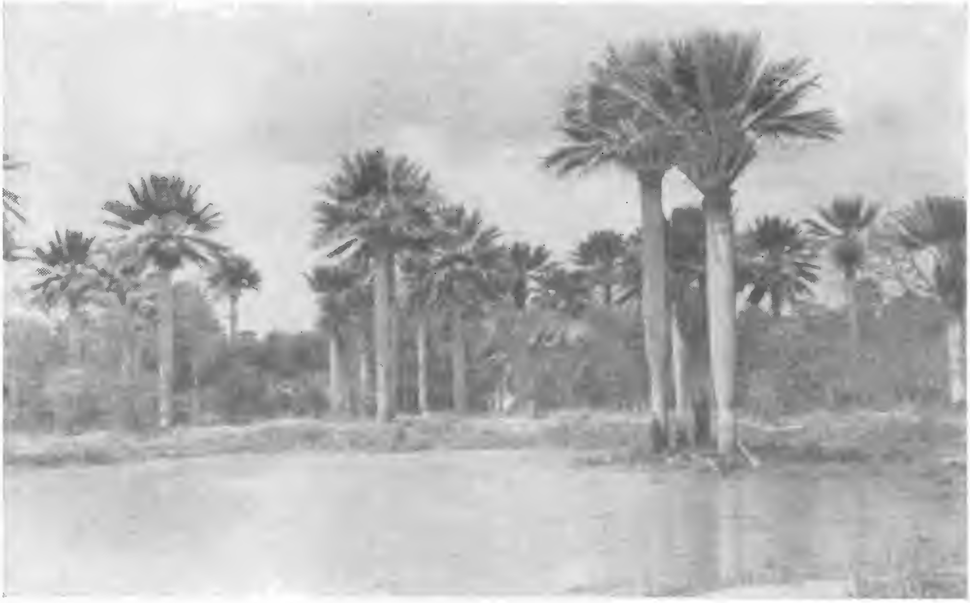


Рис. 7. Саванна пальмовая; *Copernicia gigas* на гумидных болотистых почвах. Южнее Гуасималь, оз. Паралехо, провинция Лас-Вильяс.

Весьма интересен район Кромо к северу от Камагуэй, Минас и Нуэвитас. В саванне Кромо — пальмы *Copernicia cowellii*, *C. rigida*, *Coccothrinax miraguama*, *C. pseudorigida*, *C. pseudorigida* var. *acaulis*. В этой саванне почва щебнистая. Травяной покров состоит из *Andropogon*, *Aristida* и массы *Cassita* на открытых оголенных щебнистых местах. Севернее Кромо в саванне много *Sabal parviflora*, очень много *Coccothrinax miraguama*, *Copernicia hospita*, *C. cowellii* и *C. shaferi*. Особенно много пальм *Coccothrinax miraguama* в районе Минас, а в районе Нуэвитас кроме названных пальм встречается *Acrocomia armentalis*.

В саванне Сьеррас Сентраль-де-Кубитас — пальмы *Copernicia cowellii*, *C. hospita* и *Coccothrinax miraguama*. На участке населенных пунктов Морон-Файа, особенно по дороге на Ранчель-Файа, растет прекрасная пальма *Copernicia fallaense*, а на самой косе, по берегу, много *Sabal parviflora*, возможно, что также и другой вид — *S. florida* (не было ни цветков, ни плодов, по стволу весьма напоминает *S. florida*). Очень много *Roystonea regia*.

Провинция Ориенте — самая богатая по разнообразию пальм. Эта провинция отличается также разнообразием рельефа территории — здесь много саванн, много гор и холмов, большая прибрежная зона, много заливов и прибрежных низменностей.

Весьма интересными являются саванны в районе населенных пунктов Ольгин, Баямо, Виктория-де-лас-Тунас, Омаха, Какокум, Манати. Очень интересны предгорные районы Баракоа, Сьерра-де-Нипа, Имас, южная прибрежная часть гор Сьерра-Маэстра и другие места.

В провинции Ориенте много местных эндемичных пальм. Например, в саванне Ольгин невысокая *Coccothrinax garciana* распространена на щебнистых почвах холмов в окрестностях города; *Coccothrinax alexandri* — в низменной части района Маиси, а *Coccothrinax bermudezii* — только на юго-востоке от Баракоа; *Coccothrinax fragrans* — в районе Баиа-де-Сантьяго-де-Куба; *Roystonea stellata* — к ю.-в. от Баракоа, *Roystonea violacea* — на ю.-в. от Баракоа; *Roystonea lenis* — к ю.-в. от Баракоа; *Euterpe globosa* — на высоте 600—700 м в районе Маиси, Баракоа; *Coccothrinax gundlachii* — в прибрежной части к югу от пика Туркино; *Coccothrinax hiorami* — в Гуантанамо; *Copernicia humicola* — в Никеро; *Coccothrinax acuñana* встречается на высоте до 1000 м к ю.-в. от пика Туркино, и т. д.

Велико разнообразие пальм в саваннах в районе между Ольгин и Какокум, в районе Какокум в саванне Омаха и др. В районе Ольгин—Какокум встречается много *Acrocomia armentalis*, *Sabal parviflora*, *Copernicia baileyana*, *C. curbeloi*, *C.* ×*textilis*. В саванне у Баямо много пальм *Copernicia vespertilionum*, *Sabal parviflora*, *Acrocomia armentalis* (одиночно), *Copernicia hospita*, *C. rigida*. Во всех этих саваннах травяной покров состоит из *Andropogon virgatus* Desv., *Sporolobus indicus* (L.) R. Br., *Panicum* и других злаков.

В саванне, на холмах за Ольги́н, по направлению на Веласко, много *Coccothrinax miraguama*, *Acrocomia armentalis* (рис. 8), *Coccothrinax garciana*. Здесь почвы щебнистые, сухие.

В районе Пуэрто-Падре встречаются пальмы *Copernicia curbeloi*, *C. gigas*, *C. rigida*, *C. roigii*, *C. jarey* var. *robusta* и др.

Много пальм пришлось видеть и в районе Манати. В саванне много *Sabal parviflora*, *Copernicia vespertilionum*, *C. yarey* var. *robusta*, *C. longiglossa*, *C. rigida*; в прибрежной части — *Sabal parviflora* и *Coccothrinax litoralis*.

Значительный интерес представляет саванна Омаха—Саванна-Гранде, примерно от Омаха и по направлению к Лас-Аренас. Здесь много (заросли) *Acrocomia armentalis*, *Copernicia vespertilionum*, *C. rigida*, *Sabal parviflora*, *Copernicia gigas*, *C. yarey*.

В горах Сьерра-де-Нипе и Сьерра-де-Фер пальма *Copernicia yarey* произрастает в сообществе со *Swietenia mahagoni* (L.) Jacq., иногда с *Euphorbia podocarpifolia* Urb. На этих же горах, но во влажных местах (на влажных почвах) обитают пальмы *Coccothrinax yuraguana* var. *orientalis* и *Calyptrogyne clementis* в сообществе с *Pinus cubensis* Griseb. и *Linociera domingensis* и др., и тут же нередки кустарник *Lobelia oxyphylla* Urb., *Buxus brevipes* Urb., *Byrsonima lucida* (Sw.) DC. и некоторые другие растения.

Однако в горах Сьерра-де-Нипе имеются и чистые заросли пальмы *Coccothrinax yuraguana* var. *orientalis* и в сообществе с *Pinus cubensis*; травяной покров образован злаками *Aristida refracta* Griseb. и *Andropogon gracilis* Spreng.

В восточной части провинции, в районе Моа, — пальмы *Hemithrinax rivularis*, *Copernicia rigida*, в сообществе с *Buchenania capitata* (Vahl.) Eichl., *Cameraria latifolia* L., *Bucida spinosa* (North.) Jennings. Заросли пальмы *Hemithrinax savannarum* встречаются в гумидных саваннах прибрежной зоны Моа; травяной покров состоит из *Paspalum saugetii* Chase, *Panicum pilosum* Sw., *Andropogon gracilis* Spreng. и некоторых других травянистых растений. В этом же районе на холмах произрастают эндемичные пальмы *Bactris cubensis* и *Coccothrinax yuraguana* var. *orientalis*. По данным Мари Викторен, эти пальмы встречаются в сообществе *Dracaena cubensis* M. Victorin, *Pinus cubensis* Griseb., *Cyathea* sp., *Lyonia macrophylla* (Britt.) Ekm. ex Urb., *Coccoloba shaferi* Britt., *Laplacea curtyana* A. Rich., *Buxus marginalis* (Britt.) Urb., *Guettarda crassipes* Britt., *Casearia* *ilicifolia* Vent., *C. aquifolia* Wr., *Anastraphia recurva* (Britt.) Jervis et Alain, *Shafera platyphylla* Greenm.; Зейфриц (Seifriz, 1943) также указывает на эти растения, характеризуя леса района Баракоа.

Несомненно, что на разнообразие пальм в провинции Ориенте значительный отпечаток наложили местные природные условия, в этом отношении здесь наблюдаются резкие контрасты. Например, род *Hemithrinax* представлен видами, обитающими в различных экологических условиях — *Hemithrinax ektaniana* встречается в провинции Лас-Вильяс в саванне Сагуа-Гранде, в то время как *H. rivularis* — во влажных местах и вдоль ручьев в провинции Ориенте, *H. savannarum* — во влажных саваннах прибрежной зоны Моа в провинции Ориенте, а *H. compacta* Hook. — на известковых скалах и холмах отрогов Сьерра-де-Нипе (пров. Ориенте).

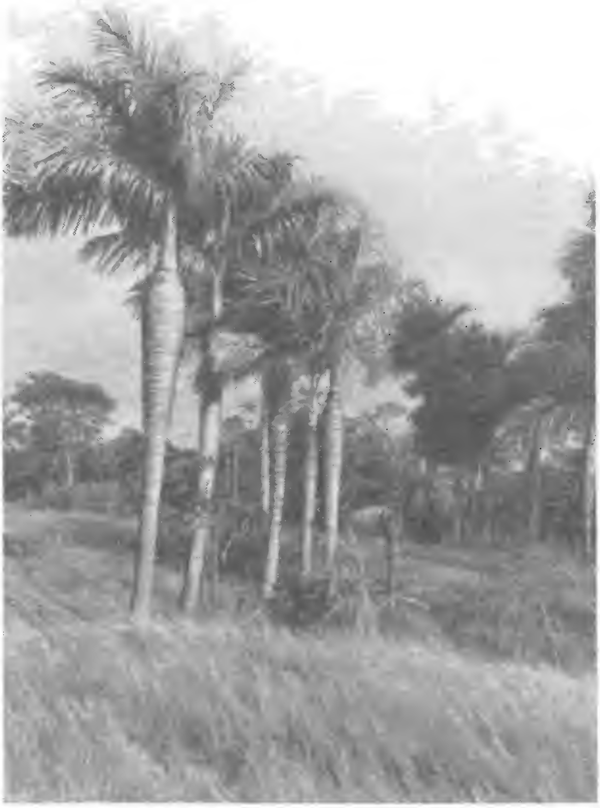


Рис. 8. Пальмы *Acrocomia armentalis* Bailey. Серпентины в районе Ольгин, провинция Ориенте.

Ряд эндемичных пальм Кубы, встречающихся в разных провинциях острова, являются географически или экологически замещающими видами. Другие виды, наоборот, широко распространены по территории острова, так, например, *Coccothrinax miraguama* распространен во всех шести провинциях острова.

Восточная часть провинции Ориенте, а именно холмисто-горная зона является, по-видимому, центром разнообразия рода *Roystonea* — здесь представлены 4 эндемичных вида, в то время как на всей остальной территории Кубы распространен лишь один вид — *Roystonea regia*.

Некоторые виды эндемичных пальм рода *Coccothrinax* являются взаимно замещающими; например *Coccothrinax yuraguana* распространен только в провинции Пинар-дель-Рио, а *C. crinita* — в провинции Пинар-дель-Рио и в восточной части провинции Лас-Вильяс, в то время как *C. fragrans*, *C. bermudezii*, *C. acuñana*, *C. gundlachii*, *C. pauciramosa* и некоторые другие произрастают лишь в провинции Ориенте. Так же взаимно замещающие виды имеет и другой полиморфный род пальм — *Copernicia*.

Аналогичное положение с представителями рода *Calyptrogyne*. В то время как в провинции Пинар-дель-Рио *C. dulcis* встречается лишь во влажных местах по берегам ручьев и под пологом других древесных пород, в провинции Лас-Вильяс *C. microcarpa* растет по холмам гор Тринидад, подымаясь до 800 м высоты; *C. clementis* распространена на холмах в прибрежной полосе в северной части провинции Ориенте, а *C. intermedia* — во влажных местах и на холмах, на известково-щебнистых почвах в провинции Пинар-дель-Рио. *Sabal japa* приурочен в основном к влажным местам в провинции Пинар-дель-Рио, но произрастает и на возвышенных местах заболоченного полуострова Сапата, в то время как *S. parviflora* встречается в различных провинциях на влажных участках и в полусухих и сухих саваннах.

Эндемичные пальмы на Кубе являются весьма полезными растениями. Например, плоды *Roystonea regia* используются в большом количестве для откорма свиней. Листья этой пальмы и особенно часто листья пальмы *Sabal parviflora* применяются для покрытия крыш как жилищ, так и различных подсобных помещений, они надежно укрывают помещения от влаги в течение 8—10 лет. Листья многих пальм применяются для плетения сомбреро, столь необходимого головного убора, защищающего от тропического солнца.

Что же касается кокосовой пальмы, *Cocos nucifera* L., то на Кубе она повсеместна, но только в черте населенных пунктов, ее разводят в основном на приусадебных участках, а также и в специальных хозяйствах, сок и мездра кокоса являются любимым продуктом питания населения. В страны Латинской Америки она занесена из юго-восточной Азии (Малазия, Индия), что доказано исследованиями знатоков тропической флоры, в частности пальм, Беккари, Меррилом и другими ботаниками. Другая не эндемичная для Кубы масличная пальма *Elaeis guineensis* Jacq., на Кубе тоже плодоносит. Эта пальма — основное масличное растение Африки. Из ее плодов получают масло техническое (не высыхающее) и пищевое. Техническое масло извлекают из мякоти околоплодника (содержание его 25—70%), а хорошее пищевое масло — из семян (в среднем 26.5%). Заслуживает внимания и другой вид этого же рода — *Elaeis melanococca*, который является эндемом Южной Америки, на Кубе он плодоносит.

Листья эндемичной кубинской пальмы *Copernicia hospita* густо покрыты восковым налетом («сега»), который может быть использован в промышленности. Использование аналогичного воскового налета близкого вида *C. cerifera*, произрастающего в Южной Америке и известной под названием карнаубской пальмы, организовано в Бразилии. Толстый восковой налет на листьях имеют и некоторые другие эндемичные пальмы Кубы.

Среди эндемичных пальм имеется ряд весьма орнаментальных видов, в первую очередь к ним должны быть отнесены *Roystonea regia*, *Pseudophoenix sargentii*, *Copernicia baileyana*, *C. fallaense*, *C. macroglossa*, *C. yarey*, *Sabal parviflora*, *S. florida*, *Colpothrinax wrightii*, *Acrocomia armentalis* Bailey, последняя, кроме того, имеет вкусные вполне съедобные семена.

Подводя итог обзору эндемичных пальм Кубы, можно считать установленным следующее.

1. На Кубе имеется большое разнообразие пальм — 72 вида и 12 разновидностей, что составляет около 4% всего видового разнообразия пальм, а среди них почти 90% являются эндемичными. Особенно редкими и биологически интересными являются виды *Colpothrinax* и некоторые другие эндемичные пальмы.

2. Во флоре Кубы обитают два полностью эндемичных рода пальм — *Colpothrinax* и *Hemithrinax*.

3. Кубу надо рассматривать первичным центром для рода *Copernicia* (23 вида и 26 видов), центром рода *Coccothrinax*, на всем земном шаре локальным центром рода *Colpothrinax*, одним из центров разнообразия рода *Roystonea* (с наличием эндемичных видов — *Roystonea regia* и др.).

4. Эндемизм большинства пальм, особенно родов *Coccothrinax* и *Copernicia*, а также *Roystonea*, *Hemithrinax* обусловлен географическим прошлым страны.

5. В саваннах растительный покров состоит, как правило, из одних пальм и травянистых растений из сем. *Gramineae* и, реже, *Gramineae* и *Cyperaceae*.

6. В естественных условиях имеет место гибридизация между отдельными видами пальм рода *Copernicia*, что подтверждается наличием гибридных видов (*Copernicia shaferi*, *C.* ×*textilis*, *C.*×*vespertilionum*).

7. В пальмовых саваннах господствуют вееролистные пальмы. Перистолистные пальмы встречаются редко; это только *Acrocomia armentalis* (одиночно) и *Roystonea regia*. Но и в масштабе страны большинство видов эндемичных пальм на Кубе представлено вееролистными пальмами, что надо признать вполне закономерным, так как Куба находится в северной зоне тропического пояса и ближе к северной границе ареала семейства пальм, который характерен наличием лишь вееролистных пальм.

8. Многие эндемичные пальмы Кубы несомненно имеют декоративное и хозяйственное значение, поэтому должны быть шире внедрены в декоративное садоводство и использованы при озеленении населенных мест, в ландшафтном и парковом хозяйстве, в пищевой промышленности. Пальмы на Кубе, ценные во многих отношениях, следует заботливо беречь.

Выражаю свою благодарность за помощь и внимание к моей работе директору экспериментальной базы Академии наук Кубы Оливеру Алонсо, заведующему Отделом ботаники проф. Ю. Акунья, заведующему Отделом Национального научного центра Г. Сид и моему спутнику по поездкам товарищу Иеро.

ЛИТЕРАТУРА

Alain B. (1961). Palms of Cuba. Principes, 5, 2. — Alain H. (1958). La flora de Cuba: sus principales caracteristicas, su origen probable. Revista de la Sociedad Cubana de Botanica. — Beccari O. (1913). The palms indigenous to Cuba. III. Pomona College, Journal of Economic Botany, 3 : 391—417. — Beccari O. (1931). Asiatic Palms. — *Corypheae* (Revised a. edited by U. Martelli). Ann. Roy. Bot. Garden Calcutta, 13 : 1—354. Burret M. (1928). Palmae cubensis et domingenses a Cl. E. L. Ekman, 1914—1928 lectae. Kungl. Svenska Vet.-Akad. Handl., ser. 3, 6 (7) : 3—28. — Corner E. J. H. (1966). The Natural History of Palms. — Dahlgren B. E. a. S. F. Glassman. (1963). A revision of the genus *Copernicia*. 2. West Indian Species. Gentes Herbarium, 9, 2. — León H. (1931). Contribution al estudio de las Palmas de Cuba. Genero *Copernicia*, I, Rewista de la Sociedad Geografica de Cuba, 2. — León H. (1936). Contribucion al estudio de las Palmas de Cuba, II. Memorias de la Sociedad Cubana de Historia Natural, X, 4. — León H. (1939). Contribucion al estudio de las Palmas de Cuba. Memorias de la Sociedad Cubana de Historia Natural, XIII, 2a. 3. — León H. (1946). Flora de Cuba, 1. — Marie-Victorin Frère a. Frère León. (1942). Itinéraires Botaniques dans l'ile Cuba. — Seifriz W. (1943). The Plant Life of Cuba. Ecological Monographs, 13 : 375—426.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 28 III 1969).

SUMMARY

The paper comprises some information on the 84 endemic species of palms indigenous to Cuba, on their distribution in different regions of Cuba and on the environmental conditions in their habitats.

This information is based both on the author's own investigations and on the evidence available in the literature.

The article is illustrated by several drawings and by the distribution maps compiled by the author.

УДК 561 : 581.9 : 551.336 (119) (471.12)

Т. Д. Колесникова и В. И. Хомутова

О МЕЖЛЕДНИКОВЫХ ФЛОРАХ ВОЛОГОДСКОЙ ОБЛАСТИ (ПО ДАННЫМ ПАЛИНОЛОГИЧЕСКОГО И ПАЛЕОКАРПОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗОВ)

С 3 рисунками

T. D. KOLESNIKOVA AND V. I. CHOMUTOVA. ON THE INTERGLACIAL FLORAS OF THE VOLOGDA REGION (ACCORDING TO THE DATA OF PALYNOLOGICAL AND PALAEOCARPOLOGICAL ANALYSES)

Изучение ископаемых флор из плейстоценовых отложений неоднократно подвергавшейся оледенениям территории северо-запада европейской части СССР имеет большое значение для выяснения происхождения современной растительности этой территории. Такого рода исследования дают фактические данные, с которыми нельзя не считаться при различного рода флорогенетических построениях, основывающихся на современном распространении видов, слагающих растительность каждой конкретной территории. Всякие палеоботанические исследования осуществляются, как известно, в тесном контакте с исследованиями геологов, причем такое комплексное проведение исследований оказывается взаимовыгодным и помогает преодолеть недостатки отдельных методов, применяемых в геологии и палеоботанике.

Палеоботанические исследования плейстоценовых флор проводятся двумя основными методами — палинологическим, объектом которого являются ископаемые пыльца и споры, и палеокарпологическим, объектом которого являются ископаемые плоды, семена, макроспоры, а также другие макроостатки растений. Исследования межледниковых флор Вологодской области, основные результаты которых изложены в настоящей статье, проводились комплексно, с помощью обоих методов и, конечно, в тесном содружестве с геологами. Палинологические исследования проводились В. И, Хомутовой в палинологической лаборатории Ленинградского университета, палеокарпологические — Т. Д. Колесниковой в лаборатории палеоботаники Ботанического института АН СССР.

До 1958 г. на территории Вологодской области были известны лишь отдельные находки ископаемых «дриасовых» флор на р. Содиме в окрестностях г. Вологды (Перфильев и Ширяев, 1915) и у г. Тотьмы на р. Сухоне (Солоневич и Корчагин, 1934), а в 1936 г. К. К. Марковым было проведено комплексное (на содержание пыльцы, спор и макроостатков) изучение ряда четвертичных разрезов на рр. Пучке, Содиме, Еме и в районе с. Ирхино, в результате которого в Вологодской области были установлены отложения последней (микулинской) межледниковой эпохи (Марков, 1939).

В 1959—1968 гг. в результате широких геолого-гидрологических исследований, проведенных на территории Вологодской области Северо-западным геологическим управлением (Ленинград) и сопровождавшихся глубоким бурением, были выявлены погребенные депрессии поверхности дочетвертичных пород, в которых мощности четвертичных отложений достигают 260 м. Четвертичные отложения представлены здесь сложными многослойными толщами межледниковых и межстадиальных отложений и разделяющих их горизонтов разновозрастных морен. Межледниковые и межстадиальные отложения представлены здесь в основном озерными и озерно-болотными суглинками с растительными остатками, а также прослоями торфа и достигают значительной (до 30 м) мощности, что позволило подвергнуть их детальному палеоботаническому анализу. Нами были изучены пыльца, споры и макроостатки более чем из 40 разрезов этих отложений.

Особый интерес представило изучение самых нижних стратиграфических горизонтов межледниковых отложений, подстилаемых водноледниковыми или ледниковыми осадками и перекрытых мореной. В результате проведенных нами исследований было установлено, что эти осадки относятся к отложениям наиболее древней окско-днепровской или лихвинской межледниковой эпохи (примерно соответствующей миндельрисскому межледниковью Западной Европы), которые до сих пор не были известны в Вологодской области.

Скважины, вскрывающие осадки лихвинского межледниковья, расположены в районе сел Янгосарь, Трубайка и Парфеньево на водоразделе рек Ухтомы и Тошни, в пределах Вологодской возвышенности, представляющей собою относительно высокое холмисто-грядовое плато с высотами 165—180 м над ур. м.

По палинологическим данным, основными особенностями ископаемых флор лихвинского межледниковья являются, как известно, присутствие, а обычно и доминирование в них на протяжении всего межледниковья пыльцы хвойных пород и присутствие во время фазы климатического оптимума пыльцы пихты и широколиственных пород (граба, дуба, вяза, липы и лещины) с близкой или одновременной их кульминацией. Хвойные породы отличаются большим разнообразием (в частности, присутствуют виды рода *Picea* из секции *Omorica*, *Pinus* из секции *Strobus* и т. п.). Из широколиственных пород особенно характерно присутствие граба *Carpinus betulus* L. Климатические условия этого межледниковья были несомненно более мягкими, чем в настоящее время, и значительно приближавшимися к современным приморским: зима была более теплой с обилием осадков, лето — менее жарким, но значительно более влажным. Можно отметить, в частности, что подобные лихвинским растительные группировки из хвойных (включая пихту) с участием широколиственных пород характерны в настоящее время для среднего горного пояса Кавказа и Карпат, где они существуют в условиях высокой влажности в полосе частых туманов.

Разрез лихвинских межледниковых отложений у сел. Янгосарь

Скважиной, пробуренной у сел. Янгосарь, вскрыты низы лихвинской межледниковой толщи мощностью до 7 м. Спорово-пыльцевой спектр этого разреза (рис. 1, *В*) отражает последовательную смену трех фаз в развитии растительности (снизу вверх): приледниковая растительность (глуб. 59.5—60.3 м), елово-сосновые леса с примесью березы и пихты (глуб. 57.5—59.5 м), еловые леса с примесью сосны, пихты и широколиственных пород (глуб. 55.0—57.5 м).

Фаза приледниковой растительности характеризуется преобладанием пыльцы травянистых растений, главным образом из сем. *Chenopodiaceae*, *Polygonaceae*, *Caryophyllaceae* и *Compositae* (в частности, рода *Artemisia*). В спорово-пыльцевом спектре этой фазы значительный процент составляют также споры мхов и папоротников. В небольшом количестве встречены споры трех видов рода *Lycopodium* (*L. selago* L., *L. alpinum* L. и *L. clavatum* L.) и *Botrychium boreale* Milde, а также микроспоры *Selaginella* *selaginoides* (L.) Link. Древесная растительность представлена пыльцой березы (*Betula* sect. *Albae* и sect. *Nanae*), ели (*Picea* sp.) и сосны (*Pinus sylvestris* L.). Таким образом, для этой фазы характерен спорово-пыльцевой спектр «приледниковой растительности» (Гричук, 1961), формирование которой определялось влиянием еще существовавшего в это время окского ледника и присутствием мерзлотного слоя в почве, препятствовавшего развитию древесной растительности. По-видимому, «приледниковая растительность» вполне сопоставима с холодной лесостепью И. М. Крашенинникова (1937), но во многом была сходна и с современными лесотундровыми группировками.

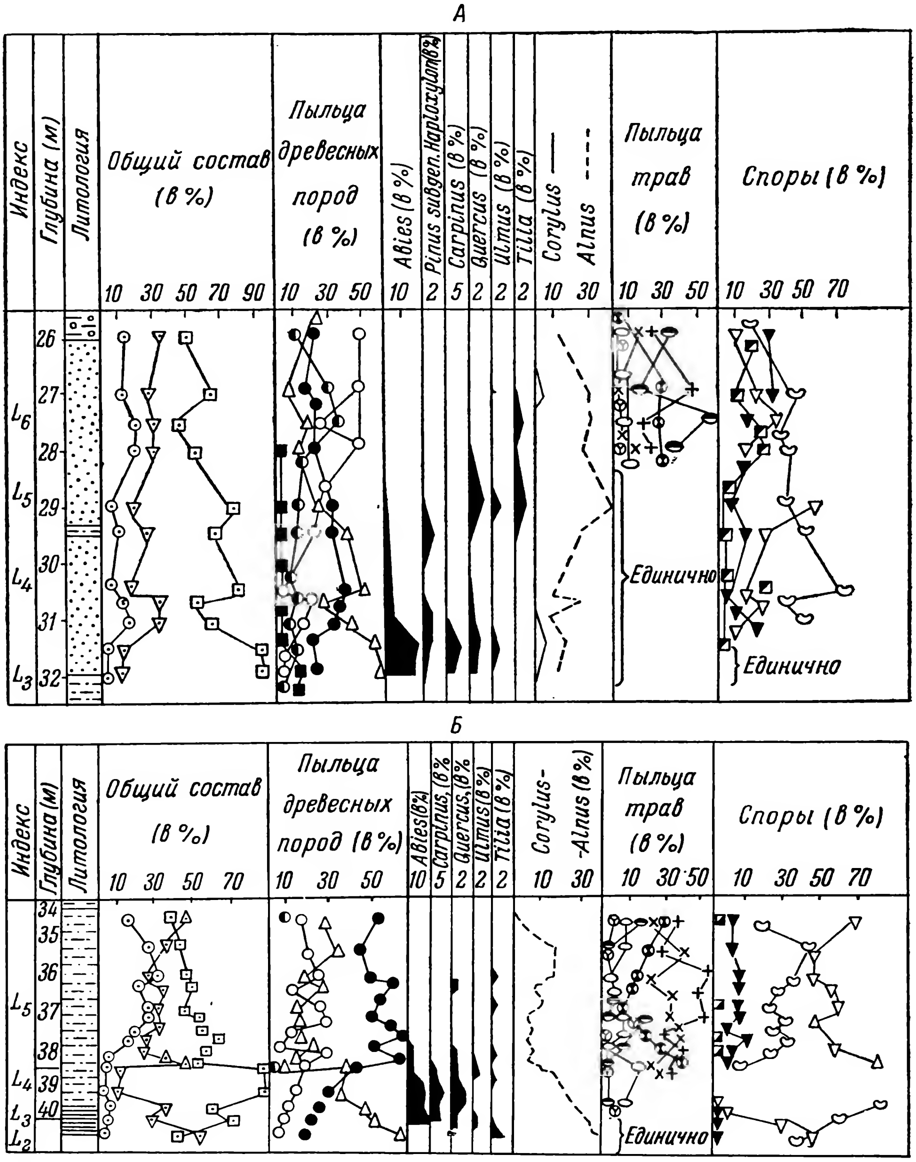


Рис. 1. Спорово-пыльцевые диаграммы отложений лихвинского межледниковья: *А* — у сел. Парфеньево; *Б* — у сел. Трубайка; *В* — у сел. Янгосарь.

Условные обозначения к рис. 1 и 3: *1* — суглинок валунный, *2* — суглинок безвалунный, *3* — песок, *4* — супесь безвалунная, *5* — торф; *6* — пыльца древесных пород, *7* — пыльца травянистых растений, *8* — споры; *пыльца древесных пород*: *9* — ели, *10* — сосны, *11* — ивы, *12* — березы, *13* — кустарничковых берез, *14* — сумма пыльцы широколиственных пород; *пыльца трав и кустарников*: *15* — злаковых, *16* — осоковых, *17* — маревых, *18* — вересковых, *19* — полыни, *20* — разнотравья; *споры*: *21* — зеленых мхов, *22* — сфагновых мхов, *23* — плауновых, *24* — кочедыжниковых, *25* — папоротников; *26* — зоны по В. П. Гричуку.

Следующая фаза елово-сосновых лесов характеризуется господством пыльцы сосны (*Pinus sylvestris* L.), ели (*Picea abies* [L.] Karst.) и карликовой березки (*Betula nana* L.). В небольшом количестве присутствует пыльца березы (*Betula* sect. *Albae*), дуба (*Quercus* sp.) и липы (*Tilia* sp.).

Фаза еловых лесов с участием широколиственных пород соответствует еще более оптимальным (главным образом в отношении влажности) климатическим условиям, что хорошо отражается на характере спорово-пыльцевых спектров, в составе которых появляется пыльца пихты, а также значительно усиливается роль широколиственных пород, из которых здесь присутствуют граб, дуб, вяз, липа. Наличие здесь спор папоротника *Osmunda cinnamomea* L., встречающегося в настоящее время в Северной Америке и Восточной Азии (в том числе на Дальнем Востоке), также свидетельствует об относительно теплых и влажных, близких к приморским, климатических условиях этой фазы межледниковья.

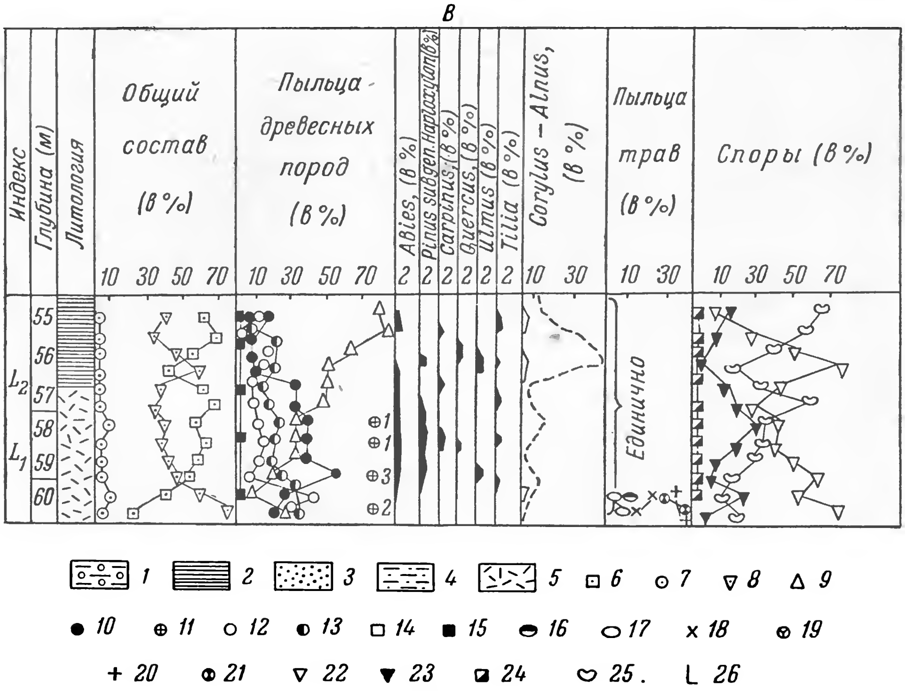


Рис. 1.

К этой фазе приурочены и находки макроостатков, среди которых найдены плоды, семена и макроспоры, принадлежащие следующим видам растений: *Selaginella selaginoides* (L.) Link, *Picea abies* (L.) Karst., *Potamogeton filiformis* Pers., *P. friesii* Rupr., *P. natans* L., *P. praelongus* Wulf., *P. pusillus* L., *P. trichoides* Cham. et Schlecht., *Caldesia parnassifolia* (Bassi) Parl., *Najas flexilis* (Willd.) Rostk. et Schmalh. *Scirpus lacustris* L., *Aracites johnstrupii* (Hartz) P. Nikit., *Betula nana* L., *B. alba* L. s. l., *Brasenia* aff. *nehringii* (Web.) Szaf., *Ceratophyllum demersum* L., *Rubus idaeus* L.

Из видов этого списка наибольший интерес представляет присутствие в нем кальдезии, бразении и арацитеса (рис. 2).

Caldesia parnassifolia (сем. *Alismataceae*) в настоящее время распространена преимущественно в тропических и субтропических областях Евразии и Африки, но заходит в Среднюю Европу и в бассейн р. Амура. В европейской части СССР этот вид спорадично встречается в Литве, Белоруссии, на Украине и в Воронежской области. Ископаемые плоды этого вида известны из рисс-вюрмских (соответствующих микулинским) и миндель-рисских (соответствующих лихвинским) отложений Белоруссии и Смоленской области (Кац Н. Я. и С. В., 1956, 1960; Дорофеев, 1963).

Современная бразения — *Brasenia schreberi* Gmel. (=*B. purpurea* Michx.), водное растение из сем. *Cabombaceae*, обитает в озерах и старицах в восточной Азии, Австралии, Центральной Африке и Северной Америке. В СССР она известна лишь в бассейне Амура. По семенам из плейстоценовых отложений В. Шафером (Szafer, 1925) были установлены два вида бразений, по-видимому соответствующие двум современным расам *B. schreberi* (Koch, 1931). Один из них — *B. nehringii* (Web.) Szaf. имеет семена эллипсоидальной формы, несколько расширенной у верхушки, с бугорчатой поверхностью, на которой клетки и бугорки расположены в продольных рядах (Никитин, 1957), и встречается главным образом в миндель-рисских (лихвинских) отложениях. Семена другого вида — *B. schröteri* Szaf. более яйцевидные, в сечении округлые, главным образом с гладкой поверхностью (Kräusel, 1954), и встречаются в отложениях более молодого рисс-вюрмского (микулинского) межледниковья. Найденное нами семя бразении по форме и характеру расположения клеток поверхности очень напоминает семена, описанные Шафером под названием *B. nehringii*, характерные для отложений лихвинского межледниковья, отличаясь от последних лишь более гладкой поверхностью (бугорки расположены только на халазовом конце).

Aracites johnstrupii — единственный вид формального рода, описанный впервые по семенам Гартцем (Hartz, 1909) из плиоценовых отложений Дании под названием *Carpolithes johnstrupii* и позднее переведенный П. А. Никитиным (1957) в род *Aracites* в связи с вероятной принадлежностью его к сем. *Araceae*. В ископаемом состоянии семена этого растения встречаются или в плиоценовых, или в миндель-рисских (лихвинских) межледниковых отложениях, и пока неизвестны из отложений более молодого микулинского межледниковья. На территории СССР находки семян этого растения известны из плиоценовых отложений Воронежской области (Никитин, 1957) и миндель-рисских отложений Белоруссии (Дорофеев, 1959, 1963), а в последнее время найдены нами (еще не опубликованные данные) в миндель-рисских (лихвинских) отложениях Калининской области у с. Булатово. Таким образом, после рисского оледенения этот вид или вымер, или утратил способность к генеративному размножению, вследствие чего он наряду с *Azolla interglacialica* P. Nikit. и *Brasenia nehringii* может служить одной из руководящих форм для миндель-рисской (лихвинской) межледниковой эпохи.

Разрез лихвинских межледниковых отложений у сел. Трубайка

У сел. Трубайка скважиной вскрыта средняя и частично верхняя часть отложений лихвинского межледниковья мощностью 16.8 м (рис. 1, *Б*). По данным спорово-пыльцевого анализа, в этой части разреза можно выделить четыре фазы развития растительности (снизу вверх): еловые леса из *Picea abies*, *Picea* sp. из секции *Omorica* и др., с небольшой примесью сосны (глуб. 40.5 м); пихтово-еловые леса, по меньшей мере с двумя видами пихты, с участием широколиственных пород, в том числе граба (глуб. 39.5—40.2 м); сосново-еловые леса с примесью пихты и широколиственных пород (глуб. 38.75 м); березово-сосновые леса с небольшим участием ели (глуб. 34.5—38.75 м). Таким образом, если на разрезе у сел. Янгосарь можно было проследить изменение растительности лихвинского межледниковья от приледниковой растительности до растительности климатического оптимума с пихтой и широколиственными породами, то на этом разрезе можно проследить дальнейшие изменения растительности от свойственной климатическому оптимуму и наиболее богатой влаголюбивыми и относительно теплолюбивыми видами к растительности, свойственной значительно более континентальным климатическим условиям. Климатический оптимум межледниковья на территории Вологодской области, значительно удаленной от больших морских бассейнов как в настоящее время, так и в плейстоцене, характеризовался тем не менее влажным климатом, близким к климату приморских районов, который можно объяснить лишь очень высокой обводненностью территории и прежде всего обилием озер, соединенных друг с другом протоками (Соколова и Хомутова, 1968). В озерах, речных старицах и других водоемах этого времени развивалась очень богатая по видовому составу водно-болотная растительность. Вполне понятно поэтому, что именно к фазе, соответствующей климатическому оптимуму, бывают приурочены находки макроостатков многих водно-болотных видов.

В разрезе у сел. Трубайка к оптимальной фазе развития растительности приурочены находки макроостатков следующих видов: *Salvinia natans* (L.) All., *Azolla interglacialica* P. Nikit., *Selaginella selaginoides*, *Picea abies*, *Potamogeton filiformis*, *P. pectinatus*, *P. pusillus*, *Carex pauciflora* Light., *Heleocharis palustris* (L.) R. Br., *Lemna trisulca* L., *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., *Betula nana*, *Ranunculus sceleratus* L., *R. aquatilis* L., *Potentilla anserina* L., *Rubus idaeus*, *Elatine hydropiper* L., *Menyanthes trifoliata* L. Наиболее интересной находкой в этом разрезе, как нами уже указывалось ранее (Колесникова, 1964), является находка мегаспор водного папоротника *Azolla interglacialica* (рис. 2), ископаемого аналога современной *A. filiculoides* Lam., ныне распространенного вдоль тихоокеанского побережья Южной и Северной Америки (где доходит на севере до Аляски), а также в Австралии, Тасмании и Новой Зеландии. Ископаемые находки мегаспор этого вида известны исключительно из миндель-рисских (лихвинских) и соответствующих им по времени образования отложений, в результате чего этот вид может служить одной из руководящих форм для этого отрезка времени. Водный папоротник *Salvinia natans* в настоящее время спорадично встречается преимущественно в южных районах европейской части СССР, хотя отдельные его современные местонахождения достигают на севере Московской, Владимирской, Горьковской и Кировской областей. В ископаемом состоянии этот вид характерен как для лихвинского, так и для последнего микулинского межледниковий, а в последнее время был отмечен нами (Колесникова, 1966а,1966б) и в отложениях послеледникового климатического оптимума на северо-западе европейской части СССР. Интересно отметить, что ископаемые остатки сальвинии установлены в этом разрезе как с помощью палеокарпологического (макроспоры), так и палинологического (микроспоры) анализов. Таким образом, данные палинологического и палеокарпологического анализов, взаимно дополняющие и корректирующие друг друга, свидетельствуют о лихвинском возрасте изученных отложений.

Присутствие в отложениях оптимальной фазы развития растительности лихвинского межледниковья макроостатков таких аркто-альпийских и гипоарктических видов, как *Selaginella selaginoides* и *Betula nana*, не противоречит общему характеру растительности того времени. В условиях значительной обводненности и очень влажного климата эти виды и в настоящее время обитают на болотах и болотистых лугах, не обнаруживая признаков вымирания (в современной флоре Ленинградской области благодаря морскому климату сохранился, например, целый ряд аркто-альпийских видов). Губительное действие на них оказывает не общее (среднегодовое) потепление климата, а его континентализация, в первую очередь жаркое и сухое лето. Интересно, что условия морского климата с его теплой зимой и влажным прохладным летом вообще способствуют сохранению как аркто-альпийских и бореальных, так и более южных теплолюбивых видов. Примером могут служить современные флоры Сахалина и Курильских островов, а также островов Эстонии — Сааремы и Хиумы, где встречаются как южные теплолюбивые, так и аркто-альпийские виды.

Разрез лихвинских межледниковых отложений у сел. Парфеньево

Разрез вскрывает среднюю и верхнюю части осадков межледниковой толщи. Хотя этот разрез и не охарактеризован макроостатками, но имеет спорово-пыльцевую диаграмму, вполне характерную для отложений этого межледниковья (рис. 1, *А*). Здесь также отчетливо выражены сменяющие друг друга четыре фазы развития растительности: фаза елово-пихтовых лесов с наибольшим многообразием хвойных пород (*Pinus* sect. *Strobus*, *Picea* sect. *Omorica*, *Picea abies* и др.) и участием широколиственных, в первую очередь граба (глуб. 31.5—32.0 м); фаза сосново-еловых лесов с примесью пихты и широколиственных пород (глуб. 29.5—31.5 м); фаза березово-сосновых лесов с участием ели (глуб. 29.0—29.5 м); фаза березовых лесов с участием сосны (глуб. 26.0—29.0 м).

Три изученных нами разреза в целом представлены полным циклом осадков, сформировавшихся в течение лихвинского межледниковья, и охарактеризованы закономерно сменяющими друг друга спорово-пыльцевыми спектрами, характерными для отложений этого межледниковья. Присутствие в двух изученных разрезах в фазе климатического оптимума макроостатков таких видов растений, как *Azolla interglacialica*, *Brasenia* aff. *nehringii* и *Aracites johnstrupii*, отсутствующих в отложениях более молодого микулинского межледниковья, вполне согласуется с палинологическими и стратиграфическими представлениями о принадлежности этих осадков к отложениям лихвинской межледниковой эпохи.

В качестве региональных особенностей растительности лихвинского межледниковья на территории Вологодской области, отличающих его от детально изученного стратотипа этого межледниковья у г. Чекалина (бывш. Лихвин) на р. Оке (Сукачев, 1906, 1938; Никитин, 1931; Ушко, 1959; Дорофеев, 1960; Гричук, 1961; Ананова и Культина, 1965), а также других известных разрезов лихвинских межледниковых отложений Рязанской области (Асеев, 1954; Дорофеев, 1958), Белоруссии (Дорофеев, 1959; Цапенко, Мохнач, 1961г.; Ананова, 1965), Воронежской области (Никитин и Дорофеев, 1953) и Литвы (Кондратене, 1962), могут быть отмечены: менее высокий общий процент содержания пыльцы широколиственных пород в фазу климатического оптимума, высокий процент участия пыльцы ели на протяжении всего межледниковья, а также отсутствие микро- и макроостатков некоторых видов, известных из лихвинских отложений указанных выше более южных районов, таких как *Osmunda regalis* L., *Taxus baccata* L., *Tsuga canadensis* Carr., *Ilex aquifolium* L., *Juglans regia* L., *Euryale ferox* Salisb., *Aldrovanda dokturovskyi* Dorof. Эти особенности изученных флор лихвинского межледниковья Вологодской области связаны, по-видимому, с наиболее северо-восточным положением этой области по сравнению с другими районами, где известны лихвинские отложения, следствием чего являются относительно более континентальные климатические условия во время рассмотренного межледниковья. Однако не исключено, что некоторые из только что перечисленных нами видов будут найдены и в Вологодской области при дальнейших исследованиях.

Разрезы микулинских межледниковых отложений у сел. Тарасово и сел. Воскресенское

Отложения более молодого микулинского (рисс-вюрмского) межледниковья вскрыты рядом скважин и естественных разрезов, расположенных западнее и северо-западнее г. Вологды. Они представлены континентальными фациями озерно-болотных и озерно-аллювиальных осадков общей мощностью до 24 м, выполняющих днища переуглубленных долин, древних озер и ложбины сброса ледниковых вод за пределами валдайского оледенения недалеко от его границы. Наиболее полную палеоботаническую характеристику получили разрезы, вскрытые скважиной и обнажениями в центральной части, в районе оз. Кубенского у сел. Тарасово и на р. Еме у сел. Воскресенского. На рассмотрении этих разрезов мы и остановимся.

Межледниковые осадки микулинского времени, вскрытые скважиной, пробуренной геохронологическим отрядом Научно-исследовательского географо-экономического института при Ленинградском университете, у сел. Тарасово (рис. 3), представлены (снизу вверх): глиной безвалунной, голубовато-серой, торфом, озерной гиттией с прослоями глины, глиной безвалунной с включениями вивианита. Залегают эти межледниковые горизонты на московской морене и перекрыты покровными суглинками валдайского возраста. В геохронологической лаборатории ЛГУ с помощью радиоуглеродного метода по этому разрезу были получены следующие две датировки абсолютного возраста — возраст торфа на глубине 5.7 м оказался равным более 40 тыс. лет, а на глубине 1.7 м — более 35 тыс. лет.

Послойное исследование спорово-пыльцевых спектров межледниковой толщи позволило выделить здесь четыре фазы в развитии растительного покрова, сменяющие друг друга снизу вверх по разрезу: 1) фаза сосново-еловых лесов, 2) фаза дубово-вязовых лесов, 3) фаза березняков с участием в древостое вяза и дуба, 4) фаза елово-сосновых лесов. Растительность второй и третьей фаз формировалась в условиях климатического оптимума микулинского межледниковья. В спектрах, характеризующих фазу широколиственных дубово-вязовых лесов, пыльца дуба и вяза составляет до 80.0% от общего количества пыльцы и спор. Характерна также одновременная кульминация пыльцы этих пород в спектрах. Максимальное участие в пыльцевых спектрах пыльцы ольхи и лещины наблюдается во вторую половину климатического оптимума межледниковья, в период распространения в районе сел. Тарасово березняков с участием широколиственных пород. Здесь же в торфянике на глубине 5—6 м были найдены макроостатки *Picea abies*, *Carex pseudocyperus*, *Alnus glutinosa*, *Betula alba*, *Calla palustris* и *Menyanthes trifoliata*. Особенно обильно представлены макроостатки *Carex pseudocyperus* (мешочки) и *Alnus glutinosa* (орешки) — видов хотя и не специфичных для отложений микулинского межледниковья, но часто встречающихся в них и являющихся в настоящее время на севере европейской части СССР реликтами более благоприятного по своим климатическим условиям послеледникового климатического оптимума. Верхняя часть осадков данного разреза формировалась в эпоху валдайского оледенения. Данные палинологического анализа образцов с глубины 2.00—2.35 м свидетельствуют о распространении здесь в это время растительности типа перигляциальной. В спорово-пыльцевых спектрах господствует пыльца *Betula nana*, пыльца травянистых растений из сем. *Cyperaceae* и *Chenopodiaceae*, а также споры *Botrychium boreale* и *Lycopodium apressum*. Наконец, палинологические спектры самого верхнего горизонта свидетельствуют об улучшении климатической обстановки, что связано с отступанием валдайского ледника: открытые безлесные пространства сменяются елово-сосновыми группировками, в спектрах резко сокращается процентное содержание пыльцы *Betula nana* и травянистых растений и, напротив, пыльца *Picea abies* и *Pinus sylvestris* становится господствующей. Формирование данного горизонта происходило в эпоху так называемого верхневолжского межстадиала, зафиксированного в настоящее время на спорово-пыльцевых диаграммах многих разрезов на территории центральных районов европейской части СССР и Белоруссии (разрезы у сел. Микулино, Черменино, г. Плес и др.). В целом спорово-пыльцевая диаграмма данного разреза хорошо сопоставляется с диаграммами других разрезов микулинской межледниковой эпохи, известными как на территории Вологодской области (Соколова и Хомутова, 1964, 1965), так и в других районах северо-запада европейской территории СССР (например, сел. Черменино Ярославской области, г. Плес на р. Волге, сел. Рыбацкое у ст. Мга Ленинградской области).

Разрез у сел. Воскресенское представляет собой естественное обнажение левого берега р. Емы (бассейн р. Сухоны) в 15 км юго-западнее г. Вологды. Обнажением здесь вскрываются следующие горизонты (сверху вниз): суглинок покровный (0—4 м), торф в верхней части рыхлый, внизу — более плотный, переходящий в гиттию (4—5.2 м), серые супеси и суглинки, уходящие под урез воды (5.2—5.7 м). Палинологическое исследование торфянистой толщи, а также нижележащих суглинков и супесей позволило выделить здесь два палинологических горизонта: первый (глуб. 5.3—5.5 м), соответствующий фазе сосново-березовых лесов, и второй (глуб. 4.3—5.3 м), отражающий существование формаций елово-широколиственных

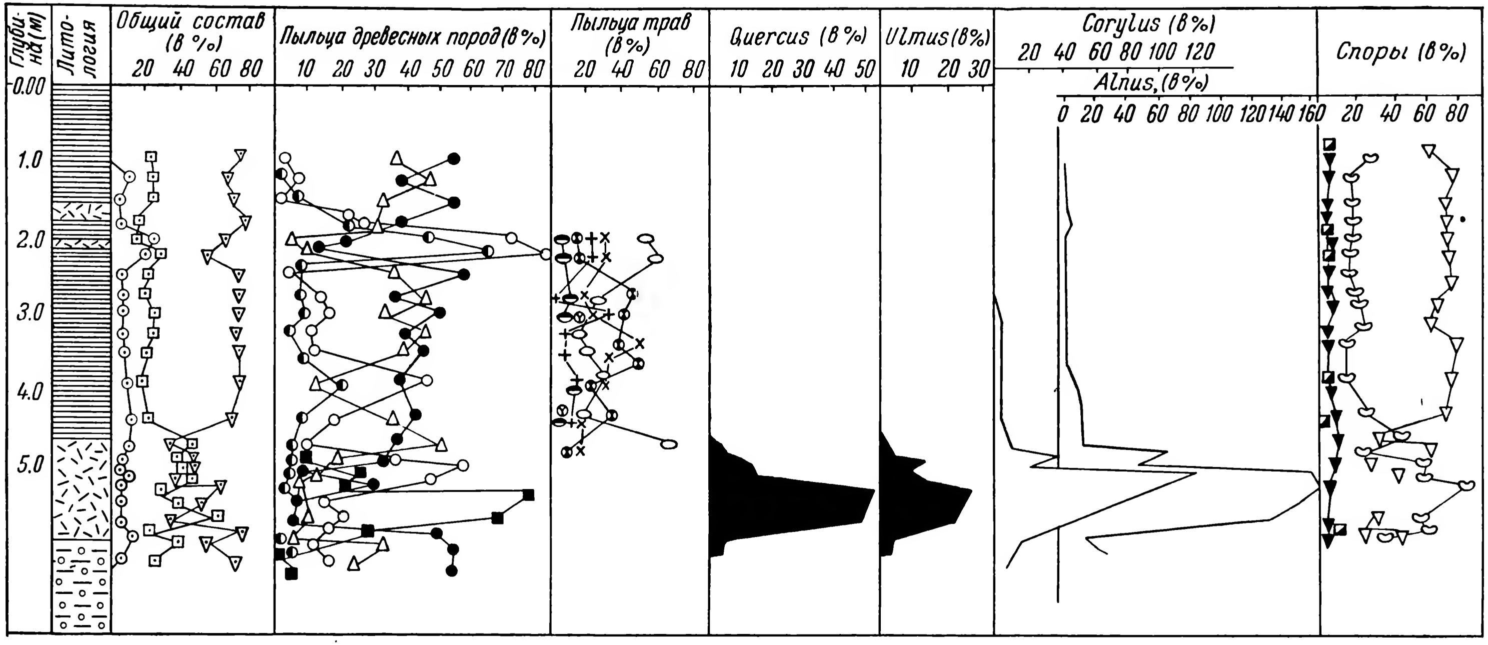


Рис. 3. Спорово-пыльцевая диаграмма отложений микулинского межледниковья у сел. Тарасово.

лесов с наиболее значительным участием в них дуба, вяза и лещины и характеризующий фазу климатического оптимума.

Оба палинологических горизонта этого обнажения охарактеризованы и макроостатками. Первый содержит плоды и семена таких водноболотных и прибрежно-водных растений, как *Potamogeton acutifolius* Link, *Carex pseudocyperus* L., *C. caespitosa* L., *Scirpus lacustris* L., *Myriophyllum verticillatum* L., *Menyanthes trifoliata*, большинство из которых, кроме *Potamogeton acutifolius*, являются довольно обычными и широко распространенными видами. *P. acutifolius* в настоящее время встречается преимущественно в западных и юго-западных районах европейской части СССР, доходя на севере до Псковской и Калининской областей, и является весьма характерным видом для межледниковых эпох плейстоцена, в отложениях которого, как правило, встречаются эндокарпии этого растения.

Во втором горизонте, соответствующем фазе климатического оптимума, наряду с перечисленными для первого горизонта видами найдены мегаспоры *Salvinia natans* и *Selaginella selaginoides*, а также одно семя ныне отсутствующего в Вологодской области и вообще очень спорадично распространенного водно-болотного растения *Aldrovanda vesiculosa* L. Последняя находка особенно интересна, так как в ископаемом состоянии семена этого вида широко известны из отложений климатического оптимума микулинского межледниковья и вполне обоснованно считаются многими исследователями одной из руководящих форм для этого отрезка времени. В отложениях более молодых, чем микулинские, находки ископаемых семян альдрованды пока неизвестны. За принадлежность исследовавшихся отложений к климатическому оптимуму микулинского межледниковья, по-видимому, говорит и присутствие здесь водного папоротника *Salvinia natans*. Хотя мегаспоры сальвинии довольно часто встречаются в отложениях послеледникового климатического оптимума Ленинградской области (о чем мы уже упоминали выше), нельзя не учитывать значительно более восточного положения Вологодской области по сравнению с Ленинградской. Климат как микулинского межледниковья, так и голоценового климатического оптимума на территории Вологодской области, вероятно, был значительно более континентальным, и, вполне вероятно, что в послеледниковое время сальвиния здесь уже не встречалась. Присутствие в отложениях второго горизонта семян кувшинки *Nymphaea alba* L., встречающейся преимущественно в южной половине европейской части СССР, а севернее замещающейся близким видом *N. candida* (C. B.) Presl, также может быть оценено в пользу принадлежности их к микулинскому межледниковью.

Уже по выделенным нами фазам развития растительности отчетливо выделяется вообще характерная для микулинского межледниковья значительно большая по сравнению с лихвинским межледниковьем континентальность климата. Во время климатического оптимума микулинского межледниковья на территории Вологодской области произрастали широколиственные вязово-дубовые леса с кустарниковым ярусом из лещины. Широколиственные древесные породы лучше приспособлены к перенесению более холодной зимы и более жаркого и сухого лета, чем пихтово-еловые леса, характерные для климатического оптимума лихвинского межледниковья с его относительно теплой зимой и влажным прохладным летом. Следует также отметить, что во время климатического оптимума микулинского межледниковья на территории Вологодской области отсутствовала не только пихта, но и наиболее чувствительная к увеличению континентальности климата широколиственная порода — граб, присутствовавшая во время микулинского межледниковья в более западных областях европейской части СССР.

Таким образом, в результате проведенных исследований мы имеем довольно полные сведения об истории развития растительности Вологодской области во время обоих межледниковий: миндель-рисского или лихвинского и рисс-вюрмского или микулинского. Первое из этих межледниковий, отложения которого ранее вообще не были известны для Вологодской области, охарактеризованы нами впервые. Довольно отчетливо проявляются и особенности ископаемых флор Вологодской области, связанные с ее наиболее северо-восточным положением по сравнению с другими изучавшимися в этом отношении областями. Климатические условия межледниковий Вологодской области были более континентальными по сравнению с таковыми более южных и западных областей, следствием чего является отсутствие здесь ряда более теплолюбивых и более влаголюбивых видов (например, отсутствие граба во время микулинского межледниковья). Микулинское межледниковье на территории Вологодской области характеризовалось значительно более континентальным климатом также и по сравнению с лихвинским, что, по-видимому, и было основной причиной большей бедности флористического состава растительности микулинского межледниковья за счет выпадения более влаголюбивых и менее устойчивых к зимним морозам видов.

Следует отметить, что, по новейшим данным (Гроссет, 1967), вюрмская (валдайская) ледниковая эпоха также характеризовалась более суровыми климатическими условиями по сравнению с климатическими условиями предшествующих оледенений, а меньшая площадь, покрытая вюрмским ледником, является лишь результатом большей континентальности климата в это время.

В заключение выражаем глубокую благодарность геологам — сотрудникам Северо-западного геологического управления, без постоянной помощи и содействия которых проведение данных исследований было бы невозможным.

ЛИТЕРАТУРА

Ананова Е. Н. (1965). Саковичская флора и ее соотношение с межледниковыми флорами Русской равнины, Польши, ГДР, ФРГ и Дании. В сб.: Проблемы палеогеографии. — Ананова Е. Н., В. В. Культина. (1965). Межледниковая флора лихвинского стратотипа. В сб.: Проблемы палеогеографии. — Асеев А. А. (1954). Четвертичные отложения в бассейне среднего течения р. Оки и некоторые вопросы палеогеографии этой территории. В кн.: Материалы по палеогеографии, 1. — Гричук В. П. (1961). Ископаемые флоры как палеонтологическая основа стратиграфии четвертичных отложений. В кн.: Рельеф и стратиграфия четвертичных отложений северо-запада Русской равнины. — Гроссет Г. Э. (1967). Пути и время миграции лесных крымско-кавказских видов на территорию Русской равнины и последующие изменения их ареалов в связи с эволюцией ландшафтов. Бюлл. МОИП, 5. — Дорофеев П. И. (1958). О раннечетвертичной флоре у дер. Фатьяновки на Оке. Бот. журн., 7. — Дорофеев П. И. (1959). О раннечетвертичной флоре дер. Жидовщизны на Немане. ДАН СССР, 124, 2. — Дорофеев П. И. (1960). Новые данные о лихвинской миндель-рисской флоре. Бюлл. комисс. по изуч. четвертичн. периода, 24. — Дорофеев П. И. (1963). Новые данные о плейстоценовых флорах Белоруссии и Смоленской области. Матер. по истории флоры и растит., 4. — Кац Н. Я., С. В. Кац. (1956). Новые данные о межледниковых отложениях у Новых Немыкар Смоленской области. Изв. АН СССР, сер. географ., 2. — Кац Н. Я., С. В. Кац (1960). Ископаемая флора и растительность межледниковых отложений у Жидовщизны под Гродно. Бюлл. Комисс. по изуч. четвертичн. периода, 25. — Колесникова Т. Д. (1964). Водный папоротник *Azolla interglacialica* Nikitin в четвертичных отложениях Вологодской области, ДАН СССР, 154, 1. — Колесникова Т. Д. (1966а). *Salvinia natans* (L.) All. в послеледниковых отложениях Ленинградской области. ДАН СССР, 166, 6. — Колесникова Т. Д. (1966б). Послеледниковые флоры южного Приладожья и Ковашской котловины (Ленинградская область). Бот. журн., 3. — Кондратене О. П. (1962). Новые разрезы миндель-рисских межледниковых образований в Литве. Тр. АН Литовск. ССР, Б, 2, 29. — Крашенинников И. М. (1937). Анализ реликтовой флоры Южного Урала. Сов. бот., 4. — Марков К. К. (1939). Материалы к стратиграфии четвертичных отложений бассейна Верхней Волги. Тр. Верхневолжск. экспед., 1. — Никитин П. А. (1931). О возрасте лихвинской флоры. В сб.: 25 лет научно-педагогической и общественной деятельности академика Б. А. Келлера. — Никитин П. А. (1957). Плиоценовые и четвертичные флоры Воронежской области. — Никитин П. А. и П. И. Дорофеев. (1953). Четвертичная флора района Новохоперска. Бюлл. комисс. по изуч. четвертичн. периода, 17. — Перфильев Б. В. и Г. И. Ширяев. (1915). О находке арктической флоры в отложениях озерного мергеля в окрестностях г. Вологды. Тр. Общ. испыт. природы при Харьковск. унив., 58, 1. — Соколова В. Б. и В. И. Хомутова. (1964). Стратиграфия четвертичных отложений центральной части Вологодской области. Тез. докл. к Совещ. по стратигр. и палеогеогр. четвертичных отлож. северо-запада европ. части СССР. — Соколова В. Б. и В. И. Хомутова. (1965). Новые данные о межледниковых микулинских отложениях на территории центральной части Вологодской области. В сб.: Проблемы палеогеографии. — Соколова В. Б. и В. И. Хомутова. (1968). К истории развития озер юга Вологодской и севера Ярославской областей в плейстоцене. Вестн. ЛГУ, 2, 12, сер. геолог. и географ. — Солоневич К. И. и А. А. Корчагин. (1934). Об ископаемой арктической флоре у г. Тотьмы. Сов. бот., 5. — Сукачев В. Н. (1906). Об ископаемой флоре межледниковых слоев близ г. Лихвина Калужской губернии. Тр. Вольно-экономич. общ., 2, 6. — Сукачев В. Н. (1938). История растительности СССР во время плейстоцена. В кн.: Растительность СССР, 1. — Ушко К. А. (1959). Лихвинский (чекалинский) разрез межледниковых озерных отложений. В кн.: Ледниковый период на территории европейской части СССР и Сибири. — Цапенко М. М. и Н. А. Мохнач. (1959). Антропогеновые отложения Белоруссии. — Hartz N. (1909). Bidrag til Danmarsk tertiare og diluviale Flora. Danmark Geol. Undersögelse, 2. — Koch H. (1931). Zur Gliederung der Gattung *Brasenia* auf Grund der Samenvariabilität. Senkenbergiana, 13. — Kräusel R. (1954). Die Interglazialflora von Lehringen. Palaeontographica, B, 97, 3—6. — Szafer W. (1925). Zur Frage der Vielgestaltigkeit, Herkunft sowie des Aussterbens von *Brasenia purpurea* im euröpaischen Diluvium. Veroffentl. Geobot. Inst. Rübel, 3.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград
и
Лаборатория озероведения
АН СССР.

(Получено 17 III 1969).

SUMMARY

The article comprises the results of the authors' palynological and palaeocarpological investigations of the Quaternary deposits in the Vologda Region. A sufficiently ample evidence is obtained elucidating the history of the development of the vegetation in this area during the Mindel-Riss (Likhvinian) and Riss-Würmian (Mikulinian) inter-glacial epochs.

The Likhvinian inter-glacial epoch in the North-West of the European part of the U. S. S. R. is characterized for the first time, these inter-glacial deposits within the Vologda Region being hitherto unknown. Specific regional features of the interglacial floras of the Vologda Region are described. These features are associated with a relatively more north-eastern location of these floras as compared to the other inter-glacial floras known from more southern and western regions of the European part of the U. S. S. R.

УДК 581.46+581.47 : 633.584.5

Л. Р. Петрова

МОРФОЛОГИЯ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПОДСЕМЕЙСТВА *BAMBUSOIDEAE*

L. R. PETROVA. THE MORPHOLOGY OF REPRODUCTIVE ORGANS IN CERTAIN SPECIES OF THE *BAMBUSOIDEAE* SUBFAMILY

Бамбуки являются одной из наиболее интересных групп покрытосеменных, они занимают очень обособленное положение в системе злаков, находясь у истоков этого семейства. Кроме того, бамбуки представляют большой интерес в биологическом отношении. Как известно, многие виды бамбука образуют цветки и плоды только один раз в своей жизни, т. е. являются монокарпиками.

По данным Мак Клюра (Mc Clure, 1966), на всем земном шаре насчитывается до 75 родов и 1000 видов бамбука. Многие из них являются синонимами. Бамбуки — это деревянистые, многолетние, корневищные злаки от 20 см (род *Sasa*) до 30 м (род *Dendrocalamus*) высотой. Для большинства бамбуков естественным районом произрастания являются юго-восточные азиатские страны: Южный Китай, п-ов Корея, Таиланд, Бирма, Япония, Пакистан, Индонезия, Восточная Индия, Цейлон, Малайский архипелаг и Филиппинские острова — области наиболее широкого распространения бамбуков. Встречаются они также в тропической Африке и на Мадагаскаре. В западном полушарии бамбуки населяют леса и горные склоны тропиков и субтропиков Северной и Южной Америки. В Европе не обнаружено никаких видов бамбука, и очень мало их в Австралии.

В Советском Союзе естественно произрастает лишь один род подсем. *Bambusoideae* — это *Sasa* Mak. et Shib., виды которого встречаются у нас только на Сахалине и на Южных Курильских островах. Этот род особенно широко представлен в Японии. Он заходит на север далее всех прочих бамбуков.

По данным Н. Н. Цвелева (1969б), в Советском Союзе встречается около 16 видов из рода *Sasa*, которые занимают обширные территории и проявляют большую изменчивость. На материке в пределах территории Советского Союза р. *Sasa* не встречается, кроме видов, культивируемых на Черноморском побережье Кавказа. От Батуми до Туапсе, во многих районах зап. Грузии, в Ленкорани и других местах наших субтропиков бамбуки представлены 10 родами и 40 видами и формами, происходящими из стран Восточной Азии.

Наиболее богаты видами бамбуков Батумский и Сухумский ботанические сады и Сухумская опытная станция Всесоюзного института растениеводства, где собраны многие редкие и мало распространенные виды. Наибольшие площади заняты крупностебельным бамбуком *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc., или японским мадаке, и *Phyllostachys simonsoni* Krassn., или китайским мадаке. В небольших насаждениях имеются *Ph. pubescens* Houzeau de Lehaie — мосо, *Ph. viridi-glaucescens* (Carr.) A. et C. Riv. — зелено-сизоватый, *Ph. flexuosa* A. et C. Riv. — гибкий, *Ph. aurea* (Carr.) A. et C. Riv. — золотистый, *Ph. nigra* (Lodd.) Munro — черный бамбук.

Встречаются незначительные вкрапления и некоторых других видов, таких как *Pseudosasa japonica* Makino, *Bambusa multiplex* (Layr.) Raeusch, *Semiarundinaria fastuosa* Makino, *Schibataea kumasasa* Makino, *Pleioblastus hindsii* Nakai, *Sasa palmata* E.-G. Camus.

Бамбуки обладают очень быстрым ростом. За 1.5—2 месяца стебли могут достигать 20—30 м высоты при среднем диаметре свыше 7 см. Суточный прирост стебля может доходить до 105 см. Прирост отдельного корневища в течение вегетационного периода у крупностебельных видов *Phyllostachys* достигает 4 м.

Однако половая зрелость бамбуков наступает лишь через десятки лет, и только в тропиках этот срок короче. Период цветения у различных видов бамбука наступает через неодинаковый промежуток времени. По данным Гембла (Gamble, 1896), ряд бамбуков (*Arundinaria*, *Bambusa* и *Ochlandra*) цветет ежегодно.

Брандис (Brandis, 1906) выделил по цветению 3 группы бамбуков: 1) цветут почти ежегодно; 2) цветут периодически; 3) цветут нерегулярно.

С. Г. Гинкул (1936) подразделяет бамбуки на 3 группы. К первой он относит бамбуки, цветение и плодоношение которых происходит повторно через короткие интервалы без последующей гибели. Ко второй — растения, гибнущие после первого и единственного плодоношения. К третьей — бамбуки, гибнущие частично и возобновляющие отмершую часть после плодоношения.

Однако единого мнения в отношении цветения и гибели бамбуков не существует, что объясняется сложностью вопроса и довольно редким цветением их как на родине, так и в странах интродукции.

На Черноморском побережье Кавказа за последние 10 лет участилось цветение бамбуков, культивируемых в Грузии свыше 60 лет. Так, по данным Г. А. Морозовой (1965), в 1959 г. в Батумском ботаническом саду наблюдалось массовое цветение *Semiarundinaria fastuosa*, в 1963 г. отцвел один из шести участков *Pseudosasa japonica*, в 1960—1962 гг. цвели единичные стебли *Bambusa multiplex* и *Pleioblastus hindsii*. В конце мая 1967 г. началось впервые в Батумском ботаническом саду массовое цветение бамбука *Sasa palmata*.

Первая вспышка цветения *Phyllostachys bambusoides* в СССР, по данным Ф. С. Пилипенко (1963), в ограниченном числе мест наблюдалась в 1947 г. Новое массовое цветение *Ph. bambusoides* началось осенью 1961 г. В 1962 г. плантации этого вида цвели всю зиму и летом. В конце мая 1968 г. массовым цветением *Ph. bambusoides* были охвачены огромные плантации Черноморского побережья Кавказа. Всего за последнее десятилетие на Черноморском побережье Кавказа цвели 14 видов бамбука.

В литературе до настоящего времени имеются крайне отрывочные сведения по морфологии репродуктивных органов *Bambusoideae*, этого интересного с эволюционной точки зрения подсемейства злаков. Имеющиеся работы касаются главным образом вопросов общей биологии, вегетативного размножения и технического использования бамбуков. А между тем изучение морфологии и анатомии репродуктивных органов бамбуков может в значительной степени способствовать выяснению целого ряда вопросов, касающихся филогении всего семейства злаков.

Настоящая работа является продолжением начатых нами исследований по морфологии репродуктивных органов бамбуков. В предыдущих работах были проведены подробные анатомо-морфологические исследования соцветия, отдельных колосков и органов цветка тропического бамбука *Melocanna bambusoides* и выяснено большое морфологическое своеобразие репродуктивных органов этого замечательного злака (Петрова, 1965; Петрова и Яковлев, 1968). Особенно интересны у него очень крупные, сочные, грушевидной формы плоды, совершенно не похожие на зерновки, столь характерные для злаков, в том числе и бамбуков. Поэтому род *Melocanna* многие исследователи считают одним из наиболее примитивных родов злаков.

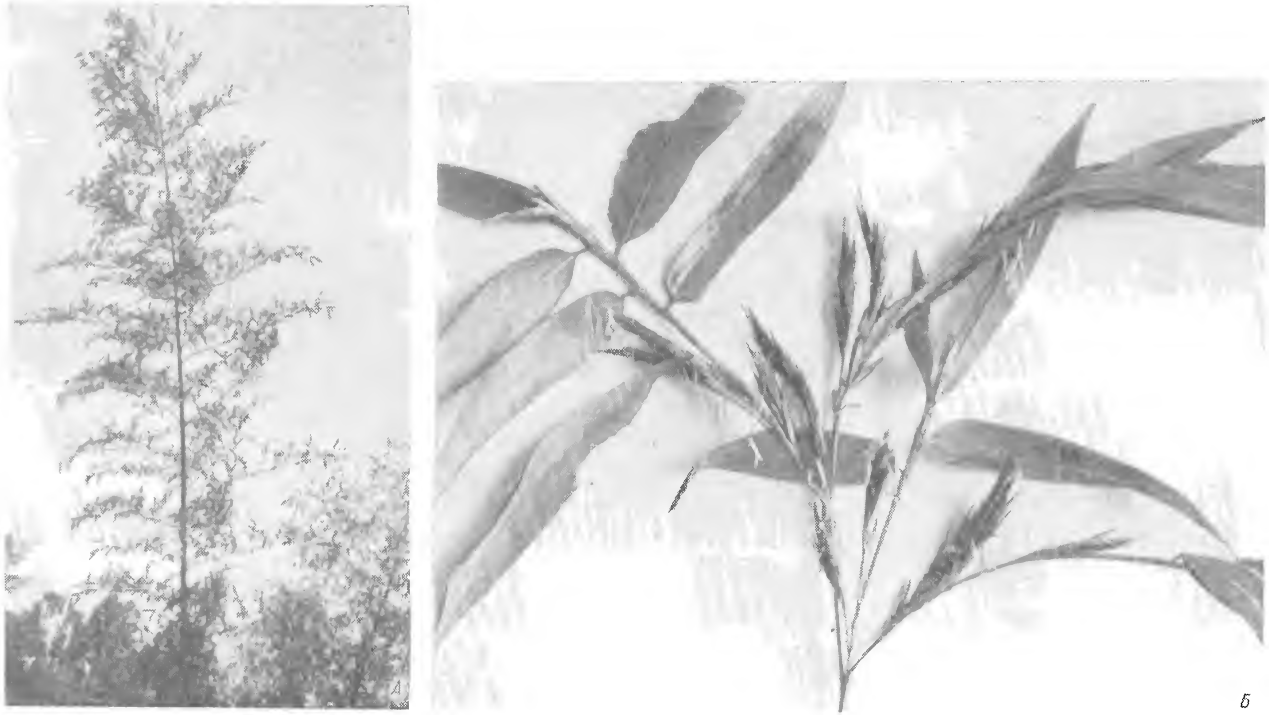


Рис. 1. *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc.
А — общий вид цветущего растения; Б — соцветие.

Цветение и плодоношение бамбука *M. bambusoides* в некоторых странах (Бирма, Северная Бенгалия) рассматриваются местными жителями как стихийное бедствие, так как в период массового цветения и плодоношения этого бамбука плантации наводняются большим количеством крыс, которые поедают вполне съедобные его плоды. Крысы в какой-то степени являются и распространителями бамбука *M. bambusoides* (Chatterjee, 1960).

В связи с тем что морфология репродуктивных органов бамбуков нашей страны остается совсем неизученной, мы поставили перед собой задачу в какой-то мере восполнить этот пробел, располагая большим фактическим материалом. Мы ставили себе цель изучить морфологию соцветия, цветка и его органов у бамбуков, произрастающих в несколько иных экологических условиях по сравнению с *Melocanna*, а также относящихся к совершенно иным трибам и родам подсем. *Bambusoideae*. Изучение соцветия и цветков проливает, на наш взгляд, свет на соотношение родов подсем. *Bambusoideae*, позволяет нам оценить степень продвинутости и примитивности отдельных родов этого подсемейства.

Нами были проведены анатомо-морфологические исследования соцветия и отдельных колосков у *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc., *Pseudosasa japonica* Makino, *Sasa palmata* E.-G. Camus и *S. kurilensis* (Rupr.) Mak. et Shib.

Материал для исследования был собран нами в Батумском ботаническом саду в 1967—1968 гг. во время массового цветения этих видов бамбука. *Sasa kurilensis* привезена с Дальнего Востока — Южный Сахалин и Южные Курильские острова (о. Кунашир) — в 1969 г.

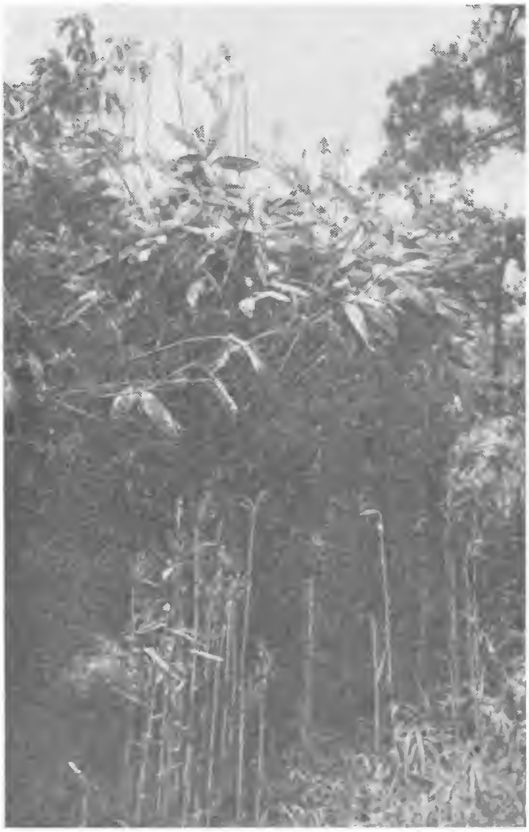


Рис. 2. *Sasa palmata* E.-G. Camus. Общий вид цветущего растения.

Цветение. Одним из основных промышленных видов бамбука субтропических районов Советского Союза является листоколосник бамбуковидный или мадаке (прямой бамбук) *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc. Как показали наши наблюдения, при цветении бамбук *Ph. bambusoides* как бы целиком превращается в метелку. На одном растении формируется до 50 000 колосков, которые закладываются и развиваются почти в течение всего года (рис. 1).

Sasa palmata E.-G. Camus относится к роду *Sasa* — одному из наиболее морозоустойчивых среди бамбуков. *S. palmata* представляет собою средней величины кустарник. Во время массового цветения, которое наблюдалось нами в конце мая 1967 г., весь куст превращался в компактное собрание соцветий, сидящих на длинных осях. Вокруг куста также располагались цветоносные побеги, развивающиеся прямо из корневищ (рис. 2).

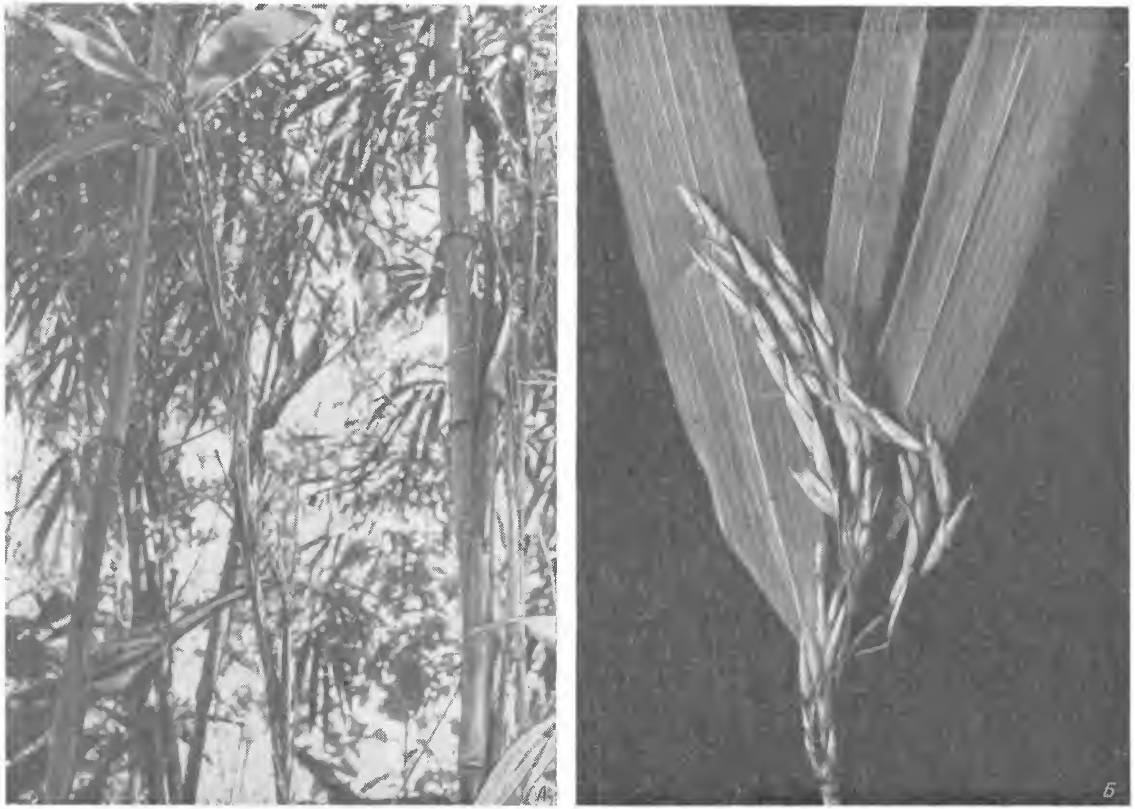


Рис. 3. *Pseudosasa japonica* Makino.

А — общий вид цветущего растения; *Б* — соцветие (фот. С. Корояна).

Род *Pseudosasa*, к которому относится рассматриваемый нами вид бамбука *Pseudosasa japonica* Makino, выделен из рода *Sasa*, с которым он имеет много общего. Этот род представлен также низкорослыми или средней величины кустарниками. Во время цветения всё растение бамбука *Pseudosasa japonica*, так же как и *Phyllostachys bambusoides*, принимает вид метелки (рис. 3).

Sasa kurilensis (Rupr.) Mak. et Shib. является одним из широко представленных в СССР видов рода *Sasa*. *S. kurilensis* — это низкий кустарник высотой от 30—50 см до 1—1.5 м, в редких случаях до 2 м, с сильно ветвящимися стеблями, отходящими от подземных горизонтальных корневищ. *S. kurilensis* образует обширнейшие заросли по склонам сахалинских и южнокурильских гор. Заросли очень густы и почти непроходимы. Цветущая и плодоносящая *S. kurilensis* встречается очень редко. Цветение происходит спорадично; можно встретить обширные ее заросли, не имеющие ни одной метелки, но можно встретить в зарослях бамбука значительное количество цветущих экземпляров (рис. 4).

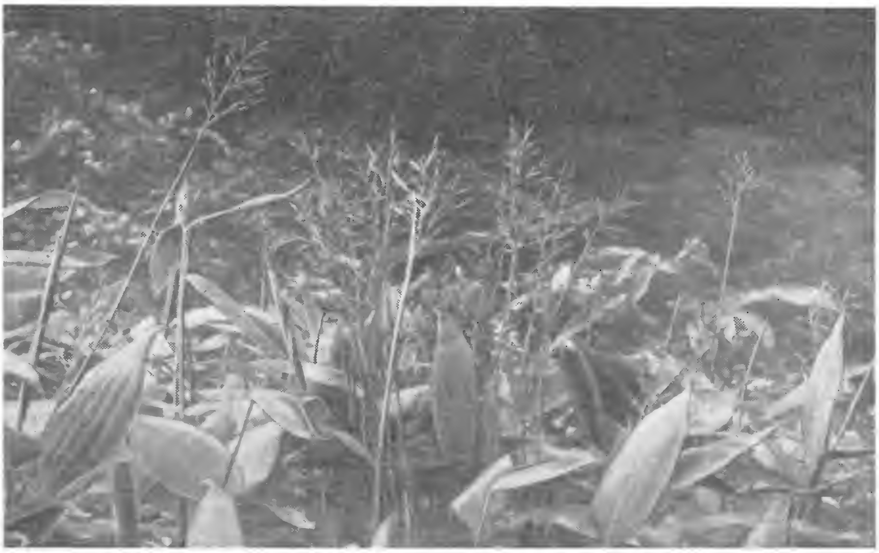


Рис. 4. *Sasa kurilensis* (Rupr.) Mak. et Shib. Общий вид цветущего растения.

Соцветия рассматриваемых нами бамбуков развиваются в пазухе влагалищного листа на главном стебле. Все они представляют собой крупную сложную метелку типа сложной кисти, главная ось которой долго растет в длину и дает расположенные на разной высоте боковые ветви, в свою очередь ветвящиеся, т. е. ветвление у них моноподиальное (рис. 5, *А*, *Б*, *В*, *Г*). По сравнению с *Sasa kurilensis Melocanna bambusoides*, на наш взгляд, имеет более сложное, цимозное соцветие типа плейохазия, состоящее из одноцветковых колосков, собранных в монохазии, иногда дихазии и трихазии. В отличие от метелки развитие и рост всех одноцветковых колосков в соцветии *Melocanna bambusoides* идет от верхушки к основанию, т. е. базипетально (Петрова, 1965).

У бамбуков *Phyllostachys bambusoides*, *Pseudosasa japonica*, *Sasa palmata* и *S. kurilensis* порядок распускания цветков в колоске и колосков в общем соцветии акропетальный. Верхушечный цветок в колоске и верхушечный колосок в общем соцветии распускаются последними, а наиболее развитый цветок, в отличие от *M. bambusoides*, располагается в базальной части колоска.

Несмотря на некоторое внешнее сходство соцветий этих бамбуков, при детальном изучении удалось обнаружить целый ряд отличительных особенностей в их строении. У основания отдельной веточки соцветия

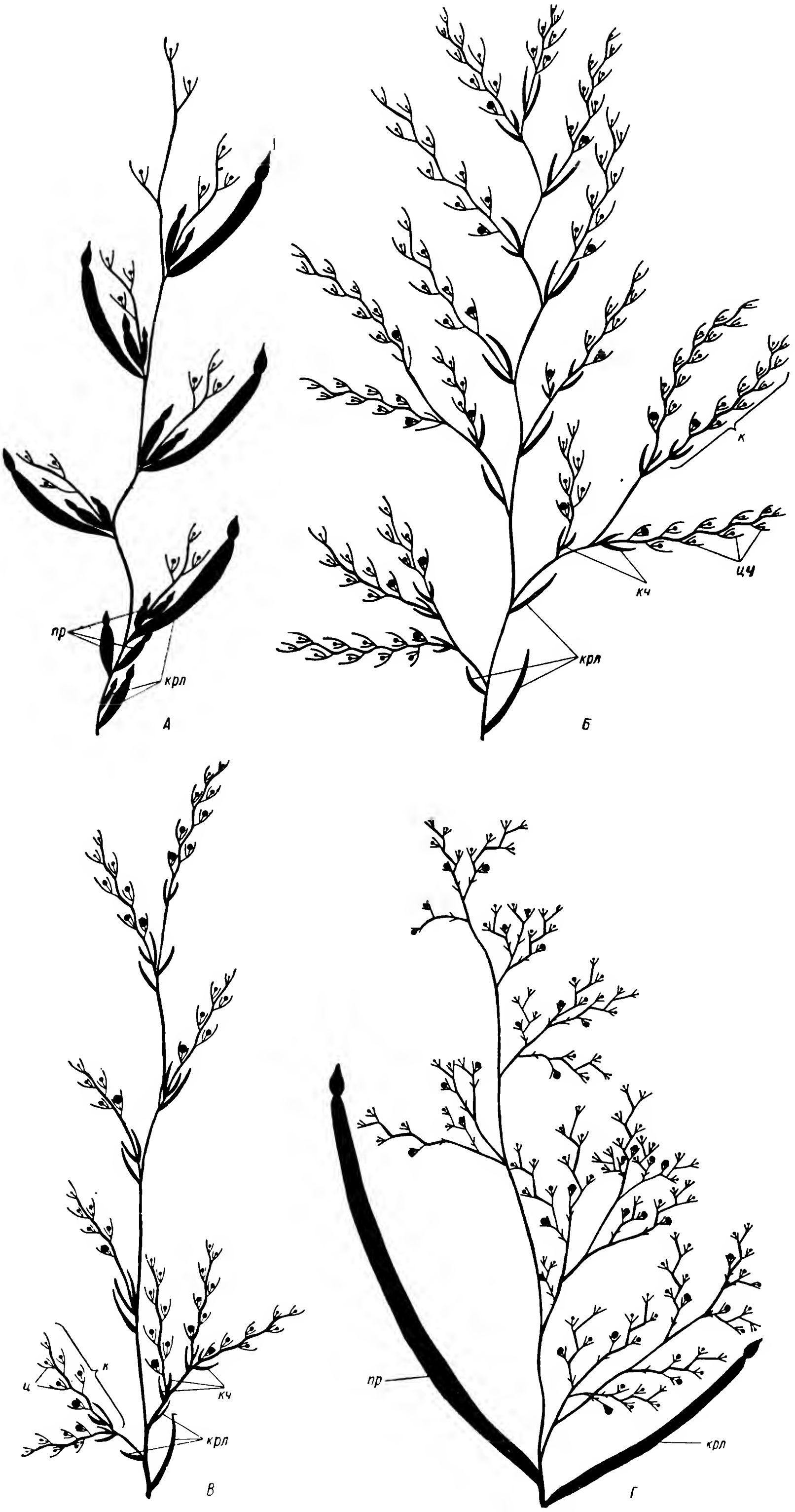


Рис. 5. Схема ветвления соцветий бамбуков.

А — *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc.; *Б* — *Sasa palmata* E.-G. Camus; *В* — *Pseudosasa japonica* Makino; *Г* — *Sasa kurilensis* (Rupr.) Mak. et Shib. *Черные кружочки* — цветки; *крл* — кроющий лист; *пр* — предлист; *к* — колосок; *ц* — цветок; *кч* — колосковая чешуя; *цч* — цветковая чешуя.

располагается кроющий лист (bractea), который наиболее хорошо развит у *Sasa kurilensis*, почти наполовину охватывая веточку (рис. 5, *Г*). Чуть выше на оси веточки соцветия располагается предлист или профилл (prophyllum), который особенно хорошо выражен также у *S. kurilensis*, прикрывая более чем наполовину веточку соцветия.

У бамбуков *S. palmata* и *Pseudosasa japonica* имеется по одной короткой брактее, профиллы отсутствуют (рис. 5, *Б*, *В*), у *Ph. bambusoides*

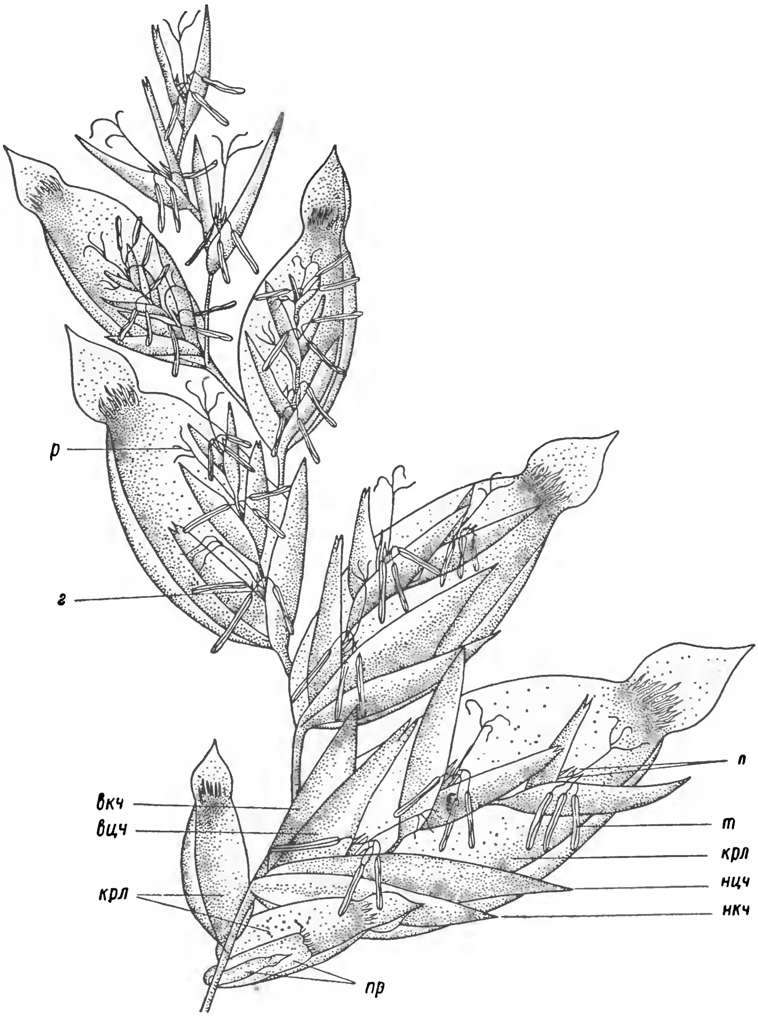


Рис. 6. Строение отдельной веточки соцветия *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc.

пр — предлист; *крл* — кроющий лист; *нкч* — нижняя колосковая чешуя; *вкч* — верхняя колосковая чешуя; *нцч* — нижняя цветковая чешуя; *вцч* — верхняя цветковая чешуя; *т* — тычинки; *г* — гинецей; *р* — рыльце; *л* — лодикулы.

(рис. 5, *А*) нами обнаружено 2 брактеи и 2 профилла (предлиста), различающиеся по своим размерам и строению. По форме брактея этих бамбуков отличается от брактей других рассматриваемых нами бамбуков. У *Ph. bambusoides* и *S. kurilensis* она имеет форму листа с широким длинным влагалищем и короткой сердцевидной листовой пластинкой с сильным опушением на месте перехода влагалища в пластинку. У бамбуков *Sasa palmata* и *Pseudosasa japonica* кроющий лист имеет вид небольшой чешуйки ланцетовидной формы, у *Sasa palmata* сильно опушенный.

Каждая веточка II, III, и IV порядков имеет также кроющий лист, который у *Ph. bambusoides*, так же как у *M. bambusoides*, в начальной фазе формирования репродуктивных органов свернут в трубочку и полностью закрывает веточку соответствующего порядка. У таких бамбуков, как *Sasa* и *Pseudosasa*, кроющий лист представлен небольшой чешуйкой, а у *S. kurilensis* он отсутствует. Наиболее разветвленной является веточка соцветия *Sasa kurilensis*, у которой насчитывается до III порядков ветвления, и наименее разветвленной — у *Ph. bambusoides* и *Pseudosasa japonica*, отдельная веточка которых имеет основную ось I порядка, на которой располагаются колоски. Количество колосков у рассматриваемых нами видов бамбука самое разнообразное, от 7—8 у *Phyllostachys* до 35 у *Sasa kurilensis*, количество цветков в колоске также сильно варьирует — от 3 у *Ph. bambusoides* до 13 у *Sasa palmata*. Чтобы детальнее разобраться в организации соцветия бамбуков, на рис. 6 нами представлено строение отдельной веточки *Phyllostachys bambusoides*.

Строение колоска и цветка. В основании колосков находятся нижняя и верхняя колосковые чешуи. Исключение составляет *Ph. bambusoides*, веточка метелки которой заканчивается тремя отдельными, не собранными в колосок цветками без соответствующих колосковых и кроющей чешуй (рис. 5, *А*). У *Sasa kurilensis* колосковые чешуи сильно редуцированы, имеют вид пленочек, сильно опушенных (рис. 5, *Г*). Следует отметить, что у данного вида, по сравнению с другими рассматриваемыми нами бамбуками, наблюдается очень сильное опушение всех частей соцветия (остей, кроющих, колосковых и цветковых чешуй, лодикул), что, по-видимому, является защитным приспособлением от неблагоприятных внешних воздействий в крайних условиях произрастания данного вида бамбука.

Нижняя колосковая чешуя бамбуков по размеру несколько меньше верхней. Как та, так и другая — нежные, с заостренными верхушками, в верхней части по краю опушены. Жилкование параллельное, наиболее выделяется средняя жилка. Верхняя чешуя у основания свернута в трубочку.

Цветок бамбуков имеет 2 цветковые чешуи — нижнюю (lemma) и верхнюю (palea) (рис. 7, *А*, *Б*). У *М. bambusoides* цветковые чешуи имеют своеобразное строение по сравнению с подобными чешуями других бамбуков. Как та, так и другая чешуи свернуты в трубочку вокруг андроцея и гинецея; они очень нежные, почти прозрачные, совершенно голые, с хорошо выраженным параллельным жилкованием (рис. 8, *А*).

Верхняя цветковая чешуя *М. bambusoides* по внешнему виду напоминает нижнюю цветковую чешую, в то время как у рассматриваемых нами бамбуков, так же как и у большинства злаков, верхняя цветковая чешуя характеризуется двукилевостью и имеет своеобразную форму: сильно разрастается середина чешуи, удлиняются и несколько заостряются углы складок. Располагается она с брюшной стороны завязи (рис. 9, *А* и рис. 10 *А*).

У бамбуков из рода *Sasa* наблюдается очень сильное опушение всей поверхности цветковых чешуй, особенно в их верхней части (рис. 8, *Г*, *Д*). Сравнивая анатомическое строение цветковых чешуй у *М. bambusoides* и *Sasa palmata*, можно отметить также ряд существенных различий в их структуре. У *М. bambusoides* (Петрова, 1965) в нижней цветковой чешуе можно различить наружный и внутренний эпидермис и ассимиляционную ткань, составляющую основную массу чешуи, гидроцитная система отсутствует. Механическая ткань слабо выражена, а в верхней цветковой чешуе совсем не развивается.

Почти все клетки цветковых чешуй у *М. bambusoides* заполнены зелеными пластидами. Проводящих пучков в нижней цветковой чешуе 7, а в верхней 4. Пучки небольшие, в них можно различить кольчатые и спиральные сосуды и клетки флоэмы.

Цветковые чешуи бамбука *Sasa palmata* отличаются прежде всего толстостенным наружным эпидермисом с хорошо выраженными порами в оболочках и наличием довольно тесно расположенных длинных волосков, имеющих также толстую оболочку. Волоски располагаются главным

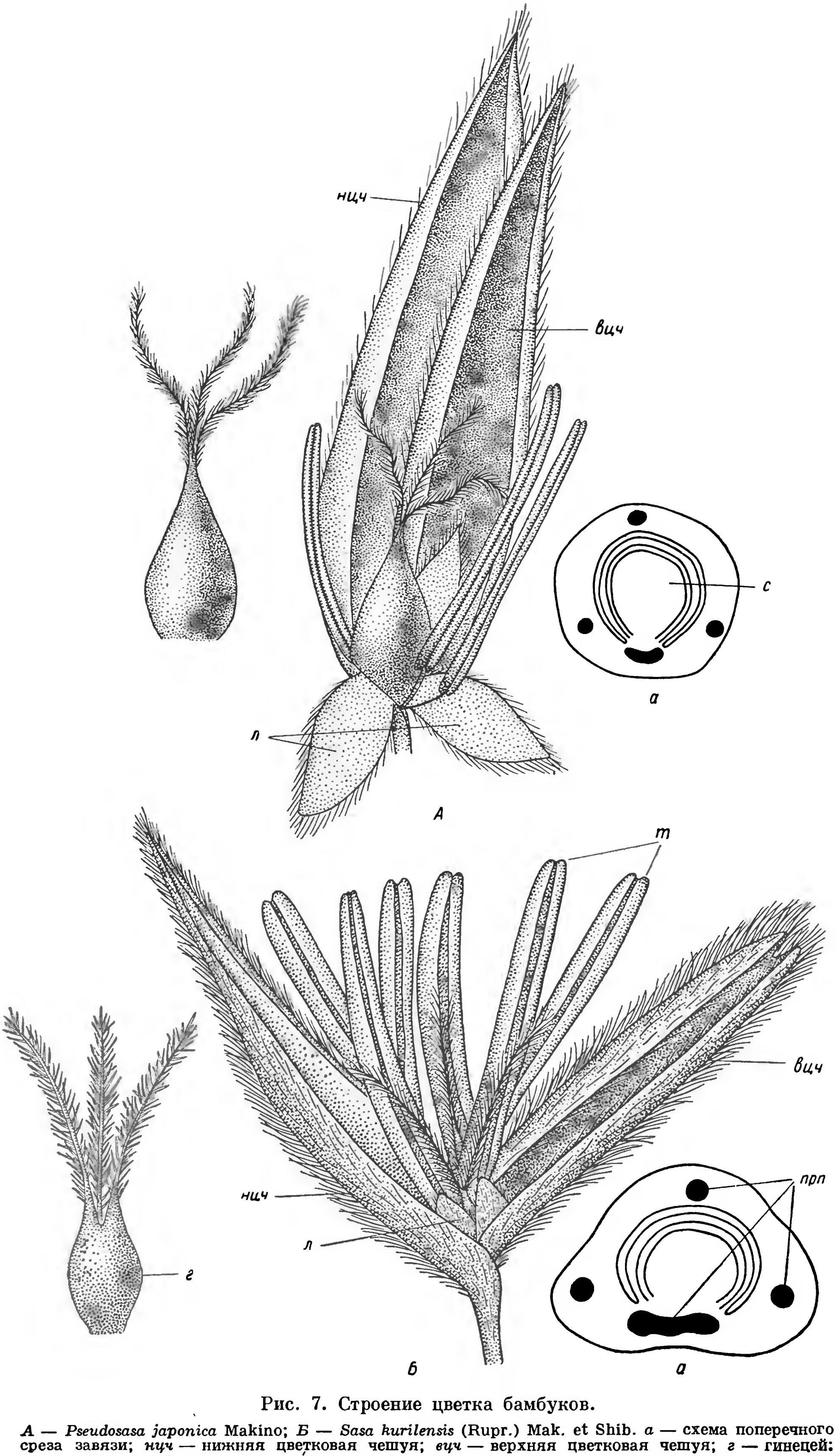


Рис. 7. Строение цветка бамбуков.

А — *Pseudosasa japonica* Makino; *Б* — *Sasa kurilensis* (Rupr.) Mak. et Shib. *а* — схема поперечного среза завязи; *нцч* — нижняя цветковая чешуя; *вцч* — верхняя цветковая чешуя; *г* — гинецей; *т* — тычинки; *л* — лодикулы; *прп* — проводящие пучки; *с* — семяпочка.

образом на наружном эпидермисе, на внутреннем они, как правило, не развиваются. Клетки внутреннего эпидермиса, так же как и наружного, довольно толстостенные. Размеры клеток внутреннего эпидермиса почти в 2 раза превосходят размеры клеток наружного эпидермиса. Непосредственно под наружным эпидермисом располагается механическая ткань, состоящая из одного-двух рядов плотно соединенных клеток, имеющих толстые оболочки. Эта ткань на поперечном срезе чешуи образует сплошное кольцо.

Между механической тканью и внутренним эпидермисом располагается довольно крупноклетная ассимиляционная ткань. Клетки ее заполнены большим количеством зеленых пластид и крахмала. Проводящих пучков в нижней цветковой чешуе насчитывается около 12, т. е. в 2 раза больше, чем в аналогичной чешуе *M. bambusoides*, а в верхней цветковой чешуе *Sasa palmata* их насчитывается 10, т. е. почти в 3 раза больше, чем в верхней цветковой чешуе *M. bambusoides*. Проводящие пучки *Sasa palmata* окружены хорошо развитой гидроцитной тканью (рис. 9, *Б*, *В*).

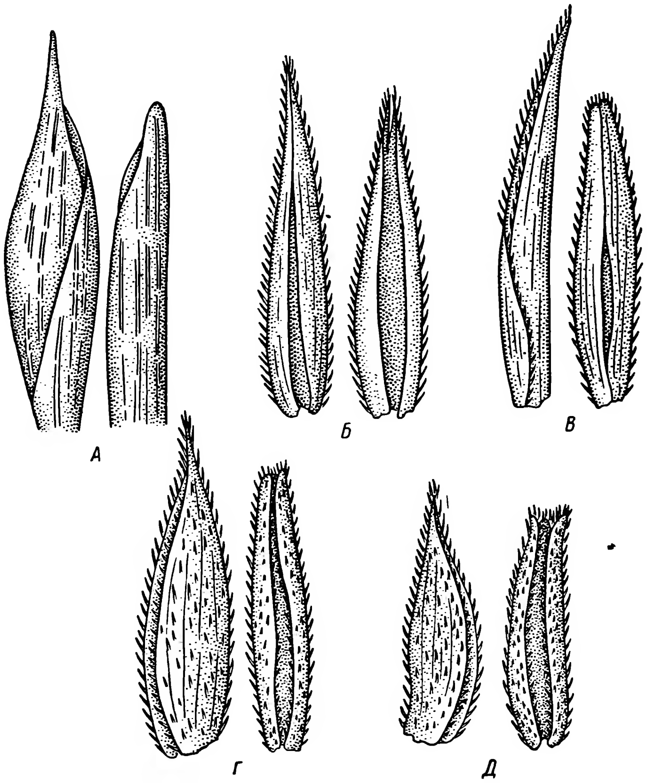


Рис. 8. Внешний вид цветковых чешуй бамбуков.

А — *Melocanna bambusoides* Trin.; *Б* — *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc.; *В* — *Pseudosasa japonica* Makino; *Г* — *Sasa palmata* E.-G. Camus; *Д* — *Sasa kurilensis* (Rupr.) Mak. et Shib.

В цветке всех рассматриваемых нами бамбуков хорошо выражены лодикулы (рис. 7, *А*, *Б* и рис. 10). Они в количестве трех окружают со всех сторон завязь. Размеры и форма лодикул самые разнообразные. В основном они имеют форму и структуру, приближающую их к верхней цветковой чешуе. Две располагаются на границе с цветковой чешуей у ее основания и третья — с абаксиальной стороны цветковой чешуи. Третья лодикула значительно меньше первых двух. У *Ph. bambusoides* лодикулы пленчатые, ланцетовидной формы, без заметного опушения. У *Pseudosasa japonica* и *Sasa palmata* — эллиптической формы, а у *S. kurilensis* — обратнояйцевидной. У бамбуков *S. palmata* и *S. kurilensis* лодикулы очень сильно опушены. Длинные волоски располагаются по краю лодикул, а короткие покрывают всю их поверхность с наружной и внутренней сторон. Татеока и Такаги (Tateoka a. Takagi, 1967), изучавшие систематическое значение микроволосков на эпидермисе лодикул, высказывают предположение, что наличие густого опушения на лодикулах *Bambusoideae* является одним из признаков их примитивности. Лодикулы пронизаны густой сетью прокамбиальных тяжей. Среди исследованных нами бамбуков особенно большие лодикулы наблюдаются у *Pseudosasa japonica*. Арбер (Arber, 1934) считает, что большой размер лодикул можно рассматривать как примитивный признак. Многие авторы (Church, 1949; Stebbins, 1956; Hsu, 1963, и др.) придают большое значение особенностям лодикул в систематике сем. Злаковых. Стеббинс и Гремптон (Stebbins a. Grampton, 1961) считают, что этот признак является одним из наиболее важных для систематического положения рода внутри триб и триб внутри подсемейств сем. *Gramineae*. Такаги (Takagi, 1961), изучавший лодикулы некоторых японских бамбуков, считает, что структурные особенности лодикул имеют большое значение для систематики видов бамбука внутри рода. Мы также считаем, что детальное изучение лодикул различных видов

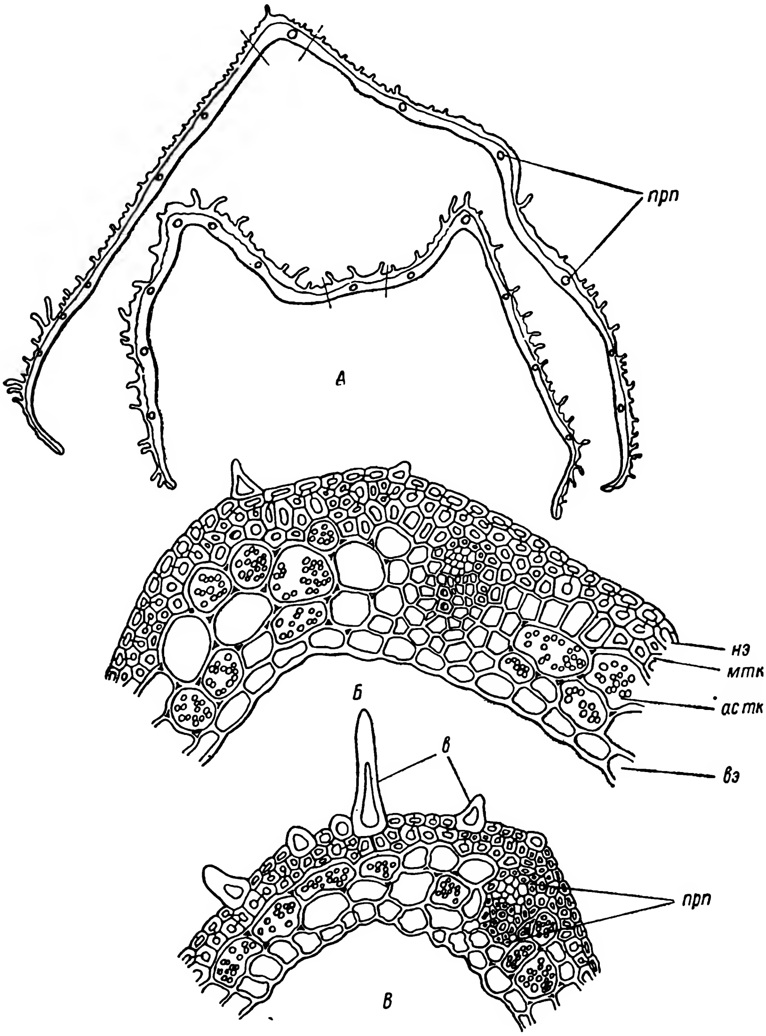


Рис. 9. Поперечный срез цветковых чешуй бамбука *Sasa palmata* E.-G. Camus.

А — схематическое изображение цветковых чешуй; *Б* — нижняя цветковая чешуя; *В* — верхняя цветковая чешуя. *нэ* — наружный эпидермис; *вэ* — внутренний эпидермис; *астк* — ассимиляционная ткань; *мтк* — механическая ткань; *прп* — проводящие пучки; *в* — волоски.

бамбука внесет много нового в упорядочение еще довольно запутанной классификации всего подсем. *Bambusoideae*.

Как отмечает А. В. Добротворская (1961), лодикулы находятся в тесной коррелятивной зависимости от остальных частей цветка и соцветия.

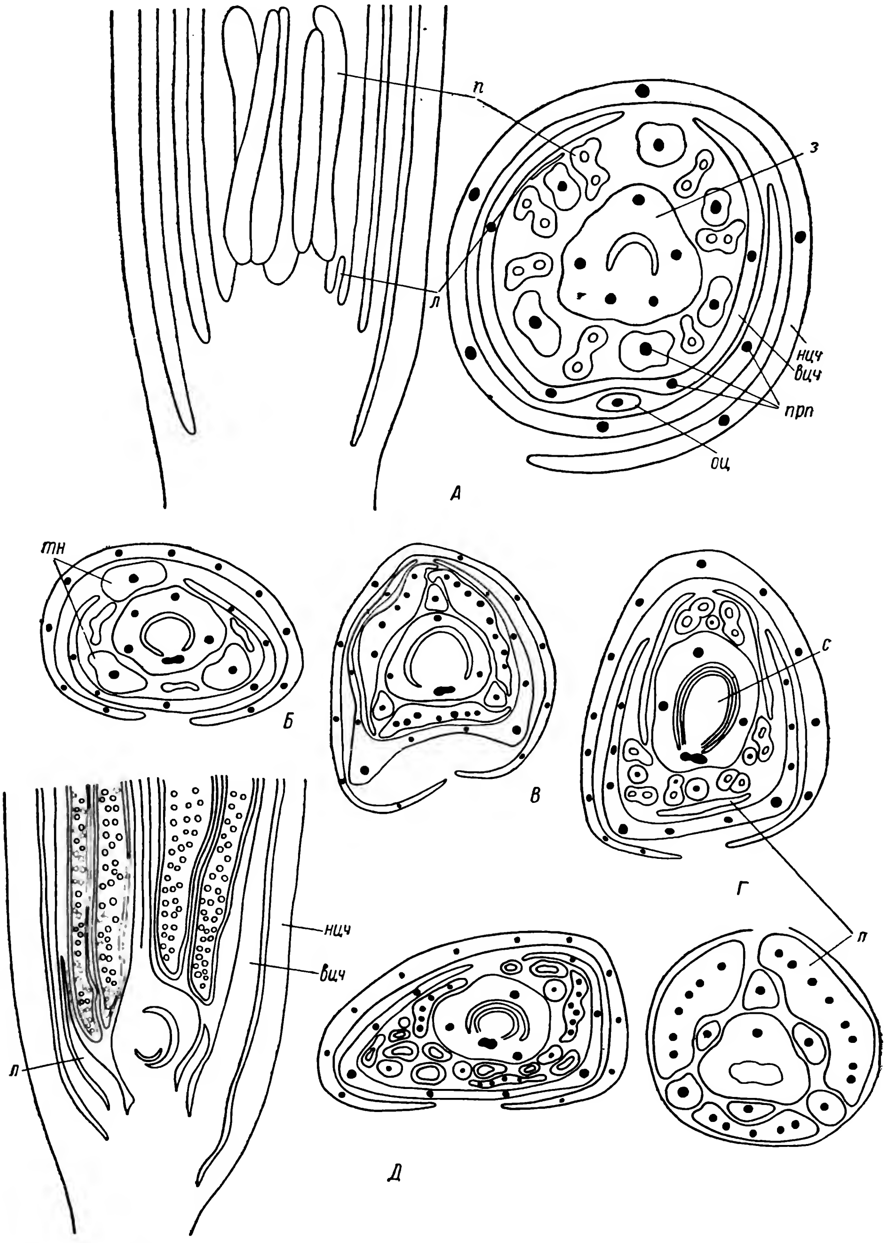


Рис. 10. Схема поперечных и продольных срезов цветка бамбуков.

А — *Melocanna bambusoides* Trin.; *Б* — *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc.; *В* — *Pseudosasa japonica* Makino; *Г* — *Sasa palmata* E.-G. Camus; *Д* — *S. kurilensis* (Rupr.) Mak. et Shib. *нцч* — нижняя цветковая чешуя; *вцч* — верхняя цветковая чешуя; *л* — лодикула; *тн* — тычиночная нить; *з* — завязь; *прп* — проводящие пучки; *оц* — ось цветка; *п* — пыльник; *с* — семяпочка.

Влияние различных факторов внешней среды на морфогенез цветка обусловливает развитие одних органов и недоразвитие или полную редукцию других. Такие анатомические особенности лодикул, как наличие густой сети жилок, хлорофиллоносной ткани, эпидермиса, гидроцитной ткани, накопление крахмала и кристаллов оксалата кальция в клетках, а также положение, занимаемое ими по отношению к завязи (они плотно охватывают ее со всех сторон), позволяют предположить защитную роль лодикул, участие их в регулировании водного режима и в обмене веществ в период развития завязи и зерновки. Эти функции лодикул отнюдь не снимают их огромной роли в раскрывании цветка в период цветения, на что указывалось рядом авторов (Пономарев, 1954; Банникова, 1964; Жуков, 1969, и др.). Таким образом, лодикулы злаков и в том числе бамбуков, на наш взгляд, выполняют очень разнообразные функции, и изучение их требует самого пристального внимания.

Андроцей. У основания верхней цветковой чешуи в центре цветка располагаются тычинки. Количество их у бамбуков варьирует от 3 до 6. По 6 тычинок наблюдается у *Melocanna bambusoides*, *Sasa palmata* и *S. kurilensis* (располагаются они в 2 круга по 3 в каждом кругу). У *Ph. bambusoides* и *Pseudosasa japonica* насчитывается по три тычинки (рис. 10). Тычинки до цветения бамбуков имеют очень короткую, но толстую тычиночную нить и крупные пыльники с тупыми верхушками. В период цветения тычиночные нити сильно удлиняются и, так же как и у большинства злаков, выносят пыльник из цветка.

Гинецей рассматриваемых нами бамбуков по внешнему виду отличается от гинеция *M. bambusoides*, представляющего собой образование с очень длинной, цилиндрической формы свободной частью плодолистика (стилодия) и трехлопастным рыльцем, далеко выступающим из колоска. Стилодий незаметно переходит в несколько расширенную завязь, которая раз в пять меньше стилодия, у основания более или менее шестигранная, совершенно голая. У *Ph. bambusoides*, *Pseudosasa japonica* и других изученных нами бамбуков гинецей, по нашему мнению, возникает как единое целое и с онтогенетической точки зрения берет свое происхождение от одного плодолистика. Завязь у этих бамбуков верхняя, одногнездная, по форме несколько продолговатая и, так же как у *M. bambusoides*, совершенно не опушена. Рыльце трехлопастное. Лопасти рыльца образовались путем расщепления верхней части очень короткого стилодия. Последними на лопастях рыльца развиваются рыльцевые волоски, воспринимающие пыльцу (рис. 11).

На месте смыкания краев плодолистика, т. е. на брюшном шве, у бамбуков располагается единственная семяпочка. Она занимает в завязи апотропное положение, плацентация семяпочки париетальная. У семяпочки бамбуков, как и у других злаков (Александров, 1943), семяножка совершенно не выражена, плацента и халаза сильно сближены между собою и представляют единое образование — плаценто-халазу. Семяпочка бамбуков двупокровная, ана-кампилотропная, повернута только на 140—150°, т. е. не полностью, крассинуцеллятная (рис. 12).

У бамбука *Pseudosasa japonica* семяпочка, по сравнению с *Melocanna bambusoides*, значительно более крупных размеров, но зародышевый мешок занимает небольшое место по сравнению с нуцеллусом; в отличие от *M. bambusoides*, семяпочка данного бамбука в период полного формирования зародышевого мешка имеет 2 хорошо развитых интегумента — наружный и внутренний, лежащих свободно, срастания между ними не происходит. Наружный интегумент короче внутреннего. В микропилярной области семяпочки он двуслойный, на уровне середины семяпочки — трехслойный и в халазальном районе — многослойный. Внутренний интегумент в микропилярной области сильно разрастается и далеко выдается за границы наружного интегумента. Микропиле формируется только внутренним интегументом. Образование микропилярного канала происходит по прямой линии. Внутренний интегумент в микропилярном районе состоит из множества мелких, плотно прилегающих друг к другу клеток. Значительную часть семяпочки у *Pseudosasa japonica* занимает нуцеллус. Нуцеллярная ткань представлена очень мелкими клетками, межклетники почти незаметны. Хорошо различим эпидермис нуцеллуса, состоящий из одного ряда плотно расположенных клеток.

Зародышевый мешок рассматриваемого бамбука слегка вытянут, размер его, по сравнению со всей семяпочкой и нуцеллусом, небольшой. Заро-

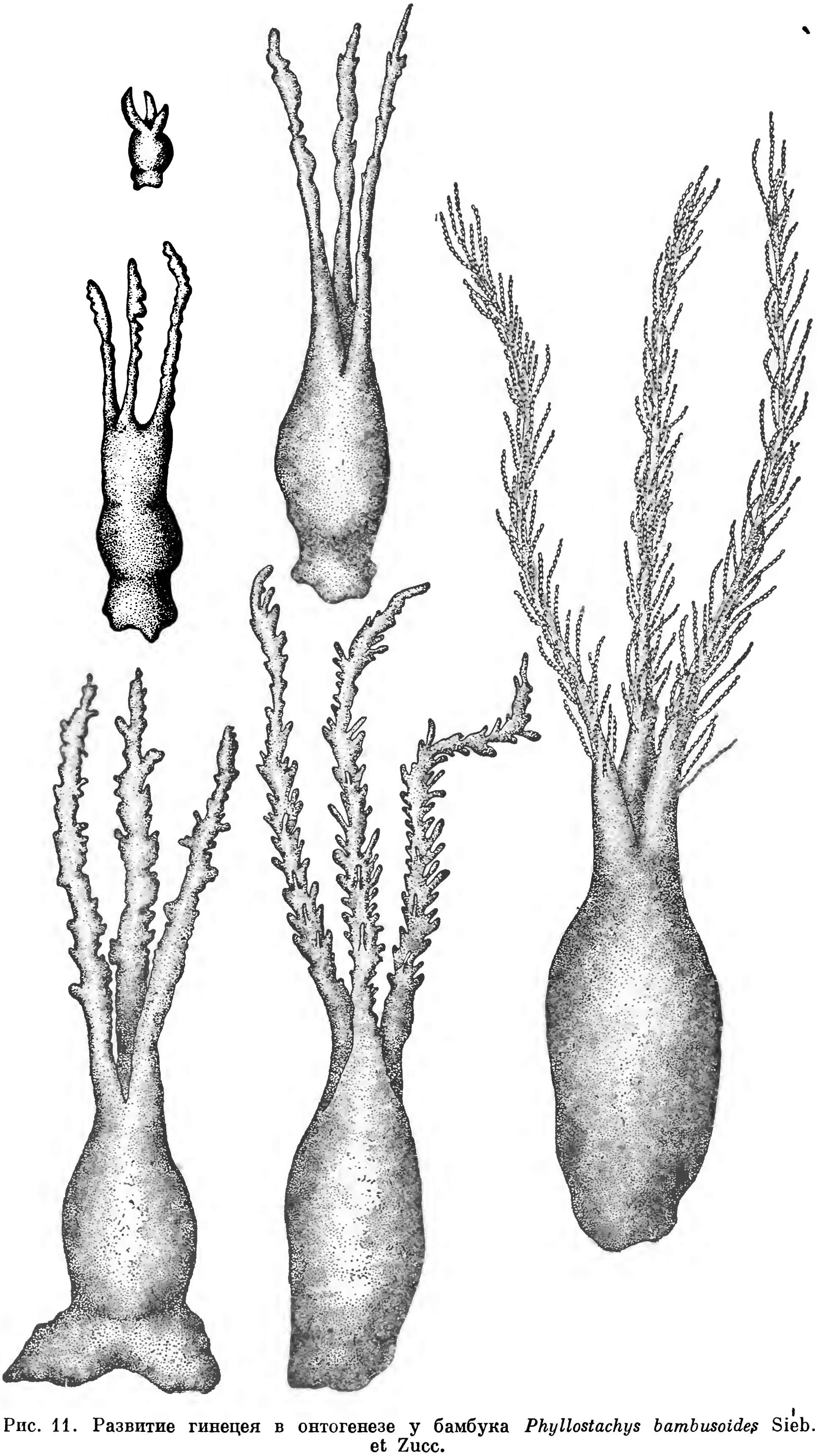


Рис. 11. Развитие гинецея в онтогенезе у бамбука *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc.

дышевый мешок моноспорический, восьмиядерный, развивается по нормальному типу (*Polygonum*-тип). Антиподальный аппарат многоклеточный, положение антипод латеральное.

Изложенные здесь материалы по семяпочке бамбука *Pseudosasa japonica* являются результатом предварительных исследований. Мы в настоящее время располагаем большим материалом не только по этому виду бамбука, но и по целому ряду других видов, и в дальнейших наших сообщениях будут изложены результаты подробного исследования макроспорогенеза и развития женского гаметофита некоторых видов бамбука.

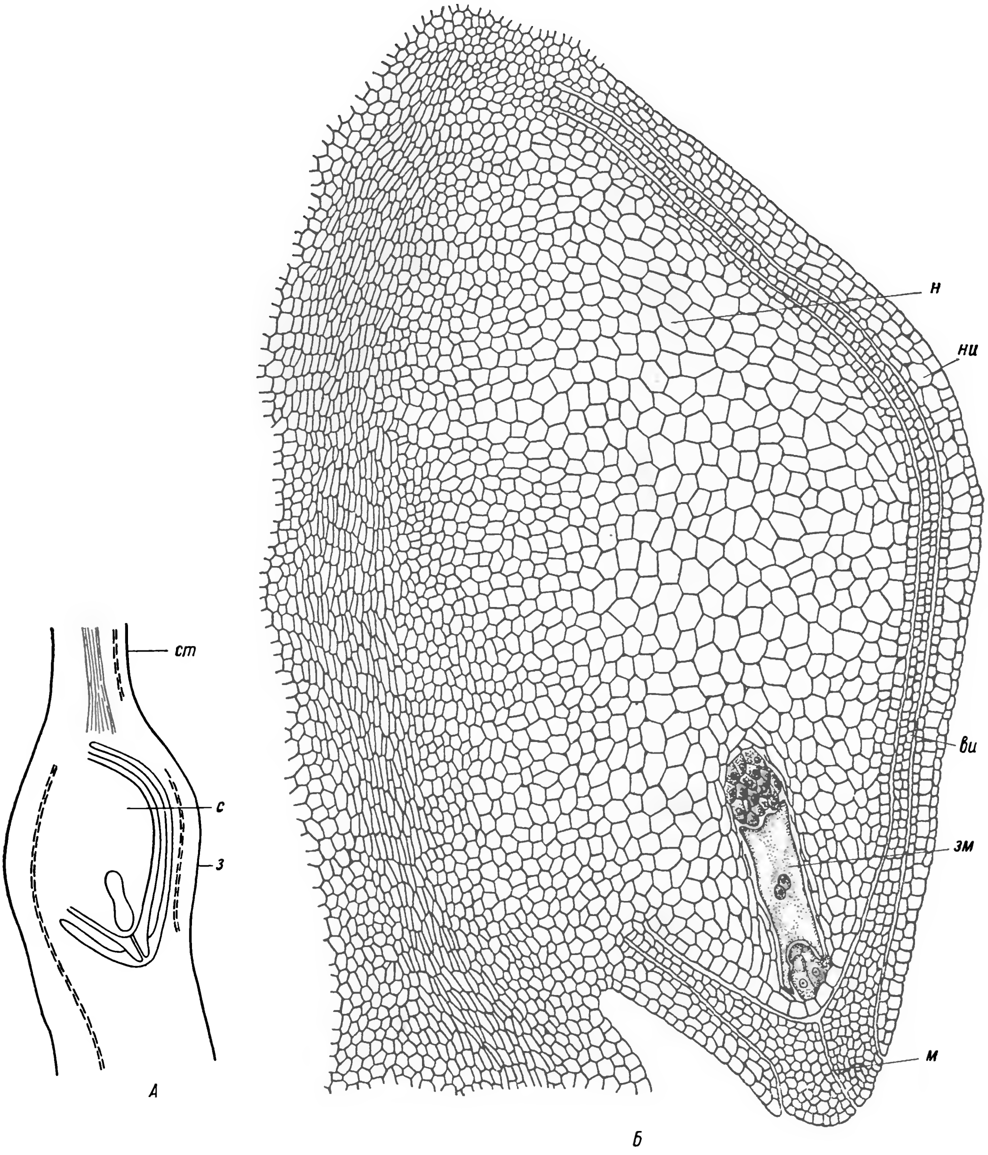


Рис. 12. Строение гинецея (*А*) и семяпочки (*Б*) бамбука *Pseudosasa japonica* Makino (продольный срез).

з — завязь; *ст* — стилодий; *зм* — зародышевый мешок; *н* — нуцеллус; *ни* — наружный интегумент; *ви* — внутренний интегумент; *м* — микропиле; *с* — семяпочка.

Проводящая система гинецея у рассматриваемых нами бамбуков представлена различным числом пучков. Так, если у *M. bambusoides* проводящая система отличается большой разветвленностью и многочисленностью пучков (Петрова, 1965), то у *Ph. bambusoides* в завязи насчитывается лишь 5 проводящих пучков, один из которых плацентарный (рис. 13, *А*). У *Pseudosasa japonica*, *Sasa palmata* и *S. kurilensis* наблюдается по 4 пучка в завязи — один из пучков плацентарный, два боковых и спинной пучок, который продолжается в третью лопасть рыльца (рис. 13, *Б*). У *Ph. bambusoides* спинной пучок заканчивается слепо в верхней части завязи, как у представителей трибы *Hordeae*, в том числе и у *Triticum*, 3 боковых пучка продолжаются в лопасти рыльца. У представителей подсем. *Bambusoideae*, кроме обычного 4-пучкового и 5-пучкового типов строения завязи, встречается также и 6-пучковая завязь. Так, Арбер (Arber, 1926, 1927, 1929) наблюдала 6 пучков в завязи у *Cephalostachyum* и у *Bambusa nana*. Чандра (Chandra, 1963) в работе о природе гинецея злаков на примере бамбука *Dendrocalamus hamiltonii* показал интересные вариации в проводящей системе гинецея. Он наблюдал 4-пучковый, 5-пучковый и 6-пучковый гинецей.

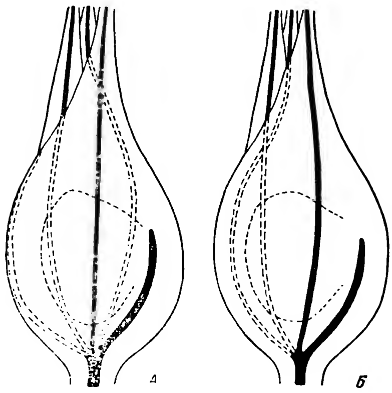


Рис. 13. Проводящая система гинецея бамбуков.

А — *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc., *Б* — *Sasa palmata* E.-G. Camus.

Следует сказать, что бамбуки, несмотря на обильное, хотя и редкое цветение, очень плохо плодоносят. Громадное большинство цветущих растений известных видов бамбука вообще не плодоносит. Кроме того, плоды-зерновки еще в незрелом состоянии сильно поражаются молью, которая поедает зародыш, поэтому всхожесть семян низкая. Так, по наблюдениям Г. А. Морозовой, на 1000 цветков формируется только одна зерновка. Наши наблюдения над курильской сасой показали, что, несмотря на обилие цветков в колосках, на всей метелке можно встретить не более 5—6 развившихся зерновок. Таким образом, семенное размножение бамбуков дает им значительно меньше преимуществ по сравнению с вегетативным.

Бамбук не относится к числу облигатно вегетативно размножающихся растений, но в культуре, как на своей родине, так и за ее пределами, половой процесс у бамбуков сильно угнетен. Естественно возникает вопрос о сущности и причинах подавления полового процесса. Бамбуки принадлежат к типично перекрестноопыляющимся растениям. При переносе бамбука в культуру его размножают корневищами. Производственные плантации представляют фактически, по мнению И. С. Капанадзе (1965), вегетативные поколения одного растения, что и становится причиной естественного инцухтирования, долговременное вегетативное размножение привело к угнетению полового процесса у бамбуков.

На наш взгляд, изучение микро- и макроспорогенеза и развития женского и мужского гаметофитов позволит в какой-то степени выяснить причины плохого плодоношения бамбуков. В настоящее же время имеются лишь крайне отрывочные сведения по данному вопросу (Gioelli, 1935; Usui, 1937; Капанадзе, 1965).

Для решения целого ряда вопросов систематики злаков важная роль принадлежит сравнительной морфологии. Особую значимость для построения филогенетической системы злаков имеют, на наш взгляд, репродуктивные органы. Проведенное нами детальное анатомо-морфологическое исследование репродуктивных органов ряда основных видов бамбуков позволило сделать некоторые выводы о филогенетическом отношении родов в подсем. *Bambusoideae*.

На основании сравнительного анатомо-морфологического исследования репродуктивных органов изученных нами бамбуков мы пришли к заключению о большом морфологическом разнообразии этих органов.

Среди обширного подсем. *Bambusoideae* триба *Melocanneae*, к которой относится ранее рассмотренный нами бамбук *Melocanna bambusoides*, является наиболее древней. *M. bambusoides* — уникальный бамбук, занимающий особое место среди других бамбуков. Плоды этого рода обладают мясистым перикарпием и в этом отношении не имеют аналога не только среди злаков, но и среди других родственных семейств — *Flagellaricaeae* и *Restionaceae* (Яковлев, 1950; Тахтаджян, 1966).

В процессе изучения морфологии и анатомии репродуктивных органов *M. bambusoides* нами обнаружена сильно выраженная филогенетическая разновозрастность признаков. Такие признаки, как 6 тычинок и 3 рыльца, большое число жилок на цветковых чешуях, густая сеть проводящих пучков в гинецее, симподиальное ветвление соцветия, ягодообразная зерновка, приуроченность к наиболее влажным тропическим районам земного шара можно считать примитивными признаками. Одноцветковый колосок, отсутствие верхней колосковой чешуи у терминального колоска и эндосперма у семени, редукция интегументов, спиральное расположение чешуй колоска, длинные, сросшиеся на всем протяжении стилодии, голая завязь, крупный зародыш — все это, по нашему мнению, подвинутые признаки.

Таким образом, по ряду очень существенных черт строения репродуктивных органов *M. bambusoides* представляет собою одно из наиболее примитивных растений среди бамбуков. Наличие же ряда подвинутых признаков свидетельствует о его высокой специализации. По мнению Н. Н. Цвелева (1969а), эти бамбуки, эволюировавшие в наиболее благоприятных условиях влажного тропического климата, быстро достигли высокой степени специализации и потому в настоящее время являются наиболее архаичными.

В то же время представители трибы *Arundinarieae*, к которой относятся изученные нами бамбуки из рода *Sasa*, считающиеся наиболее подвинутыми среди бамбуков и стоящие на вершине системы подсем. *Bambusoideae*, имеют ряд очень примитивных признаков (наличие 6 тычинок, двураздельность внутренней цветковой чешуи, большое число жилок на цветковых чешуях, наличие 3 крупных волосистых лодикул, имеющих облик настоящих чешуй, многоцветковый колосок).

Отсюда следует, что триба *Arundinarieae*, считающаяся одной из основных триб бамбуков, является наименее специализированной, хотя и наиболее подвинутой.

Таким образом, по репродуктивным органам среди бамбуков, как очень высокоспециализированной группы растений, можно выделить трибы с наибольшей и наименьшей степенью специализации. В этом плане мы не можем не согласиться с высказыванием Н. Н. Цвелева (1968), что таксоны могут быть очень древними по происхождению, но обладать значительно более высокой специализацией и потому быть относительно менее примитивными по сравнению с другими более «молодыми» по возрасту таксонами.

Рассмотренный нами бамбук *Sasa kurilensis* произрастает в крайних северных условиях возможного произрастания бамбуков. Как показали наши исследования, условия местопроизрастания этого бамбука сказались на морфологии репродуктивных органов — в частности, на развитии сильного опушения, большой разветвленности соцветия, уменьшении размеров цветков, большого их количества в колоске.

По нашим наблюдениям, современное распространение бамбуков рода *Sasa* на Сахалине и Южных Курильских островах говорит о значительном увеличении его ареала. *Sasa* — очень жизнеспособная группа бамбуков, вышедшая из-под полога леса на открытые пространства и распространившаяся в горах до снеговой линии. Ряд видов *Sasa* приспособился к перенесению зимних холодов под покровом снега. Благодаря интенсивности разрастания и хорошей приспособляемости виды рода *Sasa* занимают обширный ареал, вытесняя луговые злаки и сильно препятствуя возобновлению леса.

В заключение выражаю искреннюю благодарность М. Д. Андреевой за помощь в выполнении настоящей работы и Г. А. Морозовой за содействие в сборе материала.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. (1943). История развития и морфология зерновки злака типа ячменевых. Сов. бот., 4. — Банникова В. А. (1964). О раскрывании цветков и удлинении тычиночных нитей у злаков. Бот. журн., 5. — Гинкул С. Г. (1936). Массовое цветение бамбуков в свете теории стадийного развития. Сов. субтропики, 10. — Добротворская А. В. (1961). Морфологические особености лодикул у некоторых представителей семейства Злаковых. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 7, 5. — Жуков В. И. (1969). Особенности цветения некоторых видов рода *Triticum* L. Бот. журн., 4. — Капанадзе И. С. (1965). О стерильности бамбуков. ДАН СССР, 164, 6. — Морозова Г. А. (1965). Цветение и плодоношение бамбуков. Сообщ. АН ГрузССР, 38, 1. — Петрова Л. Р. (1965). Морфология репродуктивных органов бамбука *Melocanna bambusoides* Trin. Бот. журн., 9. — Петрова Л. Р. и М. С. Яковлев. (1968). Морфология и анатомия плодов и семян бамбуков *Melocanna bambusoides* Trin. и *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc. Бот. журн., 12. — Пилипенко Ф. С. (1963). Как спасти от гибели зацветшие плантации бамбука. Субтроп. культуры, 2. — Пономарев А. Н. (1954). Экология цветения и опыления злаков и люцерн. Бот. журн., 5. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. — Цвелев Н. Н. (1968). Система злаков (*Poaceae*) флоры СССР. Бот. журн., 3. — Цвелев Н. Н. (1969а). Некоторые вопросы эволюции злаков (*Poaceae*). Бот. журн., 3. — Цвелев Н. Н. (1969б). О роде *Sasa* Makino et Shibata (*Gramineae*) в СССР. Новости систематики, 6. — Яковлев М. С. (1950). Структура эндосперма и зародыша злаков как систематический признак. Тр. БИН АН СССР, сер. 8, 1. — Arber A. (1926). Studies in the *Gramineae*. I. The flowers of certain *Bambuseae*. Ann. Bot., NCLVIII. — Arber A. (1927). Studies in the *Gramineae*. II. Abnormalities in *Cephalostachyum virgatum* Kurz. and their bearing on the interpretation of the bamboo flower. Ann. Bot., VXII. — Arber A. (1929). Studies in the *Gramineae*. VIII. On the organization of the flower in the bamboo. Ann. Bot., XLIII, NCLXXII. — Arber A. (1934). The *Gramineae*: a study of cereal bamboo and grass. — Brandis D. (1906). On some bamboos in Martaban South of Toungoo between the Salwin and Sitang rivers. Repr. Ind. Forest., 8. — Chandra N. (1963). Morphological studies in the *Gramineae*. III. On the nature of the gynoecium in the *Gramineae*. Journ. Ind. Bot. Soc., XLII, 2. — Chatterjee D. (1960). Bamboo fruits. Journ. Bombay Nat. Hist. Soc., 57, 2. — Church G. L. (1949). A cytotaxonomic study of *Glyceria* and *Puccinellia*. Amer. Journ. Bot., 36, 1—3. — Gamble J. S. (1896). The *Bambuseae* of British India. Ann. Roy. Bot. Gard., Calcutta, XVII. — Gioelli F. (1935). Ricerche embriologische sulla *Phyllostachys nigra* Munro. Ann. Bot., 21. — Hsu C. C. (1963). A study on Formosan *Panicum* (*Gramineae*) with special reference to their lodicules. Journ. Jap. Bot., 38, 3. — McClure F. A. (1966). The bamboos: a fresh perspective. — Stebbins G. L. (1956). Taxonomy and the evolution of genera with special reference to the family *Gramineae*. Evolution, 10, 3—4. — Stebbins G. L. a. B. Grampton. (1961). A suggested revision of the grass genera of temperate North America. Recent Adv. in Botany, I. — Takagi T. (1961). Lodicules of some Japanese bamboos. Journ. Jap. Bot., 39, 1. — Tateoka T. a. T. Takagi. (1967). Notes on some grasses. XIX. Systematic significance of microhairs of lodicule epidermis. Bot. Mag., Tokyo, 80, 952. — Usui H. (1957). Study of the embryo on *Sasa nipponica* and *Pleioblastus chino*. Journ. Jap. Bot., 32.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 27 VI 1969).

SUMMARY

Comparative anatomo-morphological studies of the inflorescence, separate spicules and flowers in the bamboos *Phyllostachys bambusoides* Sieb. et Zucc., *Pseudosasa japonica* Makino, *Sasa palmata* E.-G. Camus and *Sasa kurilensis* (Rupr.) Mak. et Shib. were carried out. A great morphological diversity of these organs was revealed. Conspicuous differences in the phylogenetic age of the characters were found. The analysis of those characters showed that the tribe *Arundinarieae* (regarding as one of the main tribes of *Bambusoideae* and including the species, of *Sasa* studied) proved to be the least specialized, though the most advanced tribe.

It was established, that the environmental conditions in the habitats of *Sasa kurilensis* had a considerable effect on the morphology of reproductive organs (the development of dense pubescence, conspicuous ramification of the inflorescence, the diminution of the flower size and the increase of the number of flowers per spicule).

УДК 581.84 : 581.45 : 582.542.1

Э. Г. Добычина

ПАРЕНХИМНЫЕ ОБКЛАДКИ ПРОВОДЯЩИХ ПУЧКОВ В ЛИСТЬЯХ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ЗЛАКОВ (УЛЬТРАСТРУКТУРА)

С 6 таблицами рисунков

E. G. DOBYCHINA. PARENCHYMA BUNDLE SHEATHS IN THE LEAVES OF CERTAIN SPECIES OF GRASSES (ULTRASTRUCTURE) OF CELLS

В листьях большинства видов травянистых растений проводящие пучки отграничены от ассимиляционной паренхимы однослойными, двуслойными и трехслойными обкладками, или пучковыми влагалищами. Пограничное положение этих тканевых образований между комплексом проводящих тканей и ассимиляционной паренхимой, а также их своеобразные морфологические черты давно уже привлекают внимание исследователей, как морфологов и систематиков, так и физиологов.

Со стороны морфологов неоднократно предпринимались попытки описать морфологическое разнообразие пучковых влагалищ, выявить их основные типы для использования в систематике. И хотя разработка окончательной классификации обкладок сопряжена с известными трудностями вследствие значительной вариабельности признаков, их характеризующих, все же усилиями ряда анатомов разработана типология этих образований, особенно детальная для некоторых групп однодольных, в частности для злаков. В основу предложенных классификаций кладется прежде всего число морфологически дифференцированных слоев клеток обкладки, варьирующее от одного до трех (если не считать те виды растений, которые вовсе не имеют пучковых влагалищ).

Наиболее распространенный среди двудольных растений так называемый общий тип обкладок представлен одним слоем клеток, вытянутых вдоль проводящего пучка (Schubert, 1897). Другой тип, известный среди двудольных, — корончатый тип (Kranztypus, по Габерландту) — распространен среди сем. *Chenopodiaceae*, *Amaranthaceae*, *Portulacaceae*. Обкладки корончатого типа состоят из клеток кубической или пирамидальной формы, значительно более крупных, чем клетки мезофилла. Плотно прилегая друг к другу, они как бы венцом окружают пучок.

Морфологическое разнообразие пучковых влагалищ у однодольных растений определяется прежде всего участием в их формировании большего, чем у двудольных, числа слоев клеток. Весьма распространенными среди однодольных являются трехслойные и двуслойные обкладки, с различной степенью дифференциации каждого из этих слоев. Наружный слой дифференцируется обычно как паренхимное влагалище, средний (внутренний) слой — как так называемое местомное, механическое влагалище и, наконец, третий, самый внутренний слой, относящийся по происхождению к пучковой паренхиме, у некоторых видов дифференцируется как хлорофиллоносный слой. Такие трехслойные обкладки Габерландт (Haberlandt, 1904) описал, например, для *Papyrus cicuta*.

Определенная морфологическая дифференциация наблюдается также и в пределах отдельных слоев пучкового влагалища. Далеко не всегда каждый слой состоит из морфологически однородных клеток. Так, Рикли (Rikli, 1895) отметил для *Cyperus incompletus*, обладающего трехслойными обкладками, наличие в обоих хлорофиллоносных слоях бесцветных клеток, располагающихся со стороны ксилемной части проводящего пучка. Эти бесцветные клетки непосредственно примыкают к клеткам гидроцитной ткани, занимающей значительное место в листьях такого типа. На связь клеток паренхимной обкладки с гидроцитной тканью указывали также Габерландт (1904) и В. Г. Александров (1926). Швенденер (Schwendener, 1890) приводит весьма любопытные наблюдения над морфологией местомных и паренхимных обкладок у многих видов растений. Местомное влагалище, присутствующее в листьях у большинства видов злаков, представлено одним слоем клеток, иногда прерывающимся в зоне ксилемы. Последнее особенно часто имеет место у мелких жилок, где местомная обкладка заключает только флоэму, прерываясь в ксилемной части пучка. Для тех видов злаков, которые лишены местомных обкладок, подобная же дифференциация отмечается в паренхимных обкладках, клетки которых над флоэмной частью имеют утолщенные оболочки.

Классификация пучковых влагалищ, основанная на числе составляющих их слоев, а также на характере их морфологической дифференциации, наиболее разработана для злаков. Н. П. Авдулов (Avdulov, 1931) выделил для злаков два типа листовой анатомии главным образом на основе характеристики пучковых влагалищ: I тип характеризуется наличием толстостенных местомных обкладок, контактирующих со склеренхимой, расположеной под верхним и под нижним эпидермисом, паренхимная обкладка дифференцирована слабо. Несколько позже Прат (Prat, 1936) назвал этот тип «фестукоидным». II тип характеризуется наличием хорошо дифференцированных паренхимных обкладок и слабым развитием или полным отсутствием местомных обкладок. Прат назвал этот тип «паникоидным». Эта основная классификация, известная как классификация Авдулова—Прата, нашла широкое применение в систематике.

В 1956 г. Стеббинс (Stebbins, 1956) предложил дополнить эту классификацию еще двумя типами: «бамбузоидным» («Bambusoid») и «хлоридоидным» («Chloridoid»). Несколько позже Браун (Brown, 1958) внес еще некоторые дополнения в эту классификацию, он принял для злаков следующие шесть типов листовой анатомии.

1. Бамбузоидный тип (*Arundinaria*, *Phyllostachys*, *Leersia*, *Orysopsis*), характеризуется наличием местомной обкладки эндодермоидного характера, некоторой специализацией клеток паренхимной обкладки и модифицированной хлоренхимой. Клетки паренхимной обкладки толстостенные, округлой или эллиптической формы.

2. Фестукоидный тип (*Agrostis*, *Milium*, *Hordeum*, *Festuca*, *Elymus*, *Bromus*), характеризуется хорошо развитой местомной обкладкой, состоящей из толстостенных клеток. Клетки паренхимной обкладки некрупные, тонкостенные, содержат единичные хлоропласты. Мезофилл составлен губчатой тканью.

3. Арундиноидный тип (*Arundo*, *Phragmites*, *Cortaderia*), характеризуется незначительным числом хлоропластов в сильно увеличенных по размерам клетках паренхимной обкладки; местомная обкладка развита слабо, хлоренхима образована плотно сомкнутыми клетками.

4. Паникоидный тип (*Panicum*, *Zea*, *Sorghum*, *Setaria*), местомная обкладка сохраняется только у крупных пучков, в мелких проводящих пучках она отсутствует. В клетках паренхимной обкладки у большинства представителей этой группы развиваются специализированные пластиды для накопления крахмала. Однако ряд видов из рода *Panicum* и несколько видов из других родов, входящих в эту группу, не имеют таких специализированных пластид.

5. Аристидоидный тип (*Aristida*), уникальный тип, не имеющий местомной обкладки, но обладающий двойной паренхимной обкладкой, клетки которой содержат специализированные пластиды. Клеточные

стенки в этих обкладках толще, чем стенки обычной однорядной паренхимной обкладки.

6. Хлоридоидный тип (*Trichloris*, *Cynodon*, *Buchloë*, *Eragrostis*, *Sporobolus*), характеризуется наличием местомной обкладки по крайней мере вокруг крупных проводящих пучков. Паренхимная обкладка одиночная, клетки ее содержат специализированные пластиды. Хлоренхима располагается радиально вокруг проводящего пучка, в клетках хлоренхимы содержится небольшое число хлоропластов.

Различные типы листовой анатомии большинство авторов связывает с различными условиями, в которых происходило формирование той или иной группы злаков. Фестукоидный тип, например, свойствен злакам умеренных и холодных районов, паникоидный присущ злакам тропической зоны с высокой среднегодовой температурой, хлоридоидный и аристоидодный типы отмечены у злаков аридной и полуаридной зон с высокой интенсивностью света. Мезофиты и галофиты, как правило, имеют однослойную паренхимную обкладку, образованную довольно крупными, но тонкостенными клетками; ксерофиты и гигрофиты обладают одновременно местомной и паренхимными обкладками, причем у гигрофитов паренхимная обкладка имеет сильно утолщенные внутренние тангентальные стенки.

Несколько иную классификацию типов пучковых обкладок для сем. Злаковых предложил Меткаф (Metcalfe, 1960). Он выделяет два основных типа обкладок: одинарные и двойные. При этом Меткаф оговаривается, что такое деление не может являться абсолютно точным, так как зачастую довольно трудно определить, имеются ли у растения две обкладки или только одна. Это происходит потому, что клетки внутреннего слоя влагалища не всегда отчетливо отличаются от толстостенных клеток волокнистой ткани, относящейся к проводящему пучку. Более вариабельным типом является тип двойных обкладок. Здесь Меткаф выделяет семь подтипов. Морфологическая характеристика пучковых обкладок, данная Меткафом, отражает расположение клеток обкладки по отношению к элементам проводящего пучка и к другим тканям листа. Но при этом не находят отражения анатомо-цитологические особенности различных слоев клеток, составляющих обкладки, в частности не учитывается такая важная особенность, как наличие хлоропластов в клетках обкладки.

Разрабатывая морфологическую характеристику обкладок проводящих пучков, исследователи, естественно, пытались предположить, какую функцию они могут выполнять. Ярко выраженное морфологическое различие между паренхимными и местомными обкладками позволяет с определенностью говорить и о функциональном их различии. В большинстве своем исследователи считают, что местомная обкладка является механическим поясом (Richter, 1891; Solereder u. Meyer, 1930; Trapp, 1933). Швенденер (1874) указывает вместе с тем, что этот слой клеток характеризуется своеобразной пористостью оболочек, причем над флоэмной частью, как правило, значительно больше пор, чем над ксилемной. Этот факт дает основание Швенденеру предположить, что клетки механической обкладки имеют какое-то отношение к процессу передвижения веществ в радиальном направлении. Своеобразное расположение местомных обкладок в мелких жилках, где они часто обрамляют только флоэмную часть пучка, прерываясь в ксилемной части, а также непосредственный контакт клеток обкладки с гидроцитной тканью позволили некоторым исследователям сделать предположение об участии клеток местомной обкладки в водном токе.

Еще более оживленному обсуждению подвергался вопрос о функциональном значении паренхимной обкладки. Габерландт был одним из первых исследователей, пришедших к мысли об участии клеток паренхимной обкладки в отведении ассимилятов. Он полагал, что продукты фотосинтеза передаются из палисадной ткани сперва собирательным клеткам губчатой паренхимы, а затем поступают в клетки обкладки, причем обкладка, по его мнению, участвует в основном в проведении углеводов.

Солередер (Solereder, 1898) предполагал, что паренхимные влагалища функционируют лишь как защитные образования и в меньшей степени предназначены для проведения питательных веществ. Однако и он указывал, что некоторые виды родов *Halogeton*, *Salsola*, *Traganum* имеют специальные крахмальные влагалища. На интенсивное отложение крахмала в клетках обкладки указывал еще раньше Дюваль-Жув (Duvale-Jouve, 1875).

Большое внимание вопросам крахмалообразования в паренхимных обкладках уделял В. Г. Александров (1924, 1926), который связывал интенсивность крахмалообразования в клетках обкладки с интенсивностью транспирации и с продуктивностью растений, а также с их устойчивостью к неблагоприятным воздействиям окружающей среды. У многих растений, особенно гигрофитов (*Cyperus incompletus*, *Glyceria fluitans*), можно заметить связь клеток обкладки с клетками водоносной ткани. Изучая анатомию листа *Onobrychis vaginalis*, В. Г. Александров обнаружил специальные водоносные клетки, примыкающие непосредственно к клеткам паренхимной обкладки. Гипертрофированные водоносные клетки содержат незначительное число хлоропластов по сравнению с другими клетками обкладки и с клетками мезофилла. Александров полагает, что такие клетки могли развиться в ходе эволюции при определенных экологических условиях из клеток паренхимной обкладки и принять на себя новую функцию сохранения водного запаса.

Все изложенные выше соображения по поводу возможной функциональной роли паренхимных пучковых влагалищ были высказаны исключительно на основании анатомического изучения и не подкреплены данными экспериментальных исследований. Попытки экспериментального подхода к решению этого вопроса были сделаны в последние годы с помощью некоторых современных методов. Н. А. Приступа (1964) исследовал передвижение радиоактивных ассимилятов в тканях листа кукурузы и ячменя. Известно, что мелкие жилки листа кукурузы имеют особенно хорошо выраженную паренхимную обкладку, состоящую из крупных клеток, резко отличающихся от соседних клеток мезофилла. Эксперименты с применением радиоактивной углекислоты ($C^{14}O_2$) показали, что бóльшая часть радиоактивных продуктов откладывается в клетках обкладки мелких пучков. Этот факт подтверждает предположение Шнейдера-Орелли (Schneider-Orelli, 1909) о том, что продукты ассимиляции сперва поступают в клетки пучкового влагалища мелких жилок листа, а затем уже в ситовидные трубки крупных жилок. Приступа, однако, делает другое предположение, а именно, что клетки обкладки интенсивно фотосинтезируют, доказательством чего, по его мнению, служит наиболее интенсивная радиоактивность по периферии клеток, где сосредоточены хлоропласты. В пользу этого предположения, по мнению автора, говорит также и опыт с ячменем. По предположению автора, у ячменя клетки обкладки лишены хлорофилла, в связи с чем в этом случае накопления радиактивных продуктов в клетках обкладки не наблюдалось. Однако, предположение об отсутствии хлоропластов в клетках обкладки ячменя не согласуется с данными анатомического изучения. Так, по Роде и Корвальо (Rhoades a. Corvalhou, 1944), у некоторых злаков фестукоидного типа (овес, пшеница, ячмень) пластиды в клетках обкладки имеются, но они значительно мельче пластид мезофилла. Браун (1958) указывает, что физиологическая дифференциация пластид мезофилла и обкладок у злаков этого типа иная, чем у злаков паникоидного типа. В отличие от кукурузы, у ячменя в клетках обкладки не наблюдается интенсивного накопления крахмала.

Важное место при обсуждении вопроса о функциональном значении пучковых влагалищ должно быть отведено данным ультраструктуры. Изучая ультраструктуру клеток мезофилла и клеток обкладки листа кукурузы, А. М. Силаева (1966) находит различия в строении хлоропластов этих двух типов клеток. Так, хлоропласты мезофилла листа кукурузы имеют типичную структуру с отчетливо выраженными гранами, в хлоропластах же клеток обкладки граны отсутствуют, но зато они заполнены многочисленными крахмальными зернами. Автор предполагает, что хлоропласты клеток обкладки играют роль своеобразных «депо» в накоплении крахмала.

По-видимому, для дальнейшей разработки обсуждаемого вопроса необходимо детальное электронномикроскопическое изучение пучковых влагалищ различных анатомических типов и в первую очередь сравнение паникоидного и фестукоидного типов, для которых экспериментальным путем установлено различие в отношении паренхимных обкладок к аккумуляции продуктов фотосинтеза.

Получение сравнительных данных по ультраструктуре клеток обкладки этих двух типов у злаков и составляло задачу данной работы.

Материал и методика

Для исследования были взяты растения трех видов из сем. *Gramineae*, относящихся, по классификации Брауна, к двум видам листовой анатомии. В качестве представителей «фестукоидного» типа были взяты *Triticum durum* L. и *Hordeum pallidum*, «паникоидного» — *Zea mays* L. Растения выращивались на грядках открытого грунта. Для фиксации брались кусочки ткани, заключающие мелкие жилки, из средней зоны третьего и четвертого листьев. Фиксация проводилась в утренние часы четырехокисью осмия по методике Колфилда в течение полутора часов. Зафиксированный и обезвоженный материал заливался в смесь метакрилатов, полимеризовался при температуре 60° в течение 16—18 часов. Срезы производились на ультратомах марок УМД-5 и Reichert, окрашивались азотнокислым свинцом в течение 20 минут. Электронные микрографии получены на микроскопе JEM-7.

НАБЛЮДЕНИЯ

I. *Zea mays* L.

Клетки паренхимной обкладки

Крупные клетки паренхимной обкладки плотно прижаты друг к другу, имеют слегка утолщенные оболочки. В расположении клеточных компонентов внутри полости клетки хорошо выражена полярность. Крупная вакуоль смещена в сторону клетки, обращенную к проводящему пучку. Цитоплазма со всеми органеллами смещена на противоположную сторону, обращенную к мезофиллу. Матрикс цитоплазмы имеет небольшую электронную плотность.

Хлоропласты в числе 5—7 встречаются на каждом срезе (табл. 1). Весьма своеобразно расположение хлоропластов: они обращены к оболочке клетки своими узкими концами, в то время как их продольные оси ориентированы по радиусам клетки. Что касается тонкого строения самой пластиды, то для него характерно почти полное отсутствие гран при довольно сильном развитии ламеллярной системы. Ламеллы тянутся вдоль пластиды, параллельно ограничивающим мембранам хлоропласта. Матрикс хлоропласта электронноплотный. Пластиды содержат значительное число крупных крахмальных зерен и осмиофильных глобул. Рибосомы в большом числе распределены более или менее равномерно по всему объему хлоропласта.

Митохондрии распределены в цитоплазме более или менее равномерно. Форма их округлая, размер — около 1 μ в диаметре. Система крист хорошо развита, кристы в большинстве случаев раздуты, образуя характерные полости внутри митохондриального матрикса. Рибосомы встречаются в цитоплазме свободно, располагаясь группами, а в некоторых случаях группы рибосом обнаруживают характерное спиральное построение. Эндоплазматический ретикулум (ЭР) развит слабо. Отдельные элементы ЭР представлены в виде пузырьков с рибосомами на наружной поверхности. Диктиосом на наших срезах не попадалось. Изредка встречаются лизосомоподобные тела. Плазмалемма гладкая, без впячиваний и ломасом, плотно прижата к поверхности оболочки.

Клетки пограничного мезофилла несколько мельче по сравнению с клетками паренхимной обкладки, толщина оболочек приблизительно такая же. В расположении клеточных компонентов полярности не наблюдается. Вакуоль занимает центральное положение, отношение объема цитоплазмы к объему вакуоли примерно такое же, как и в клетках обкладки. Электронная плотность матрикса несколько выше, чем в клетках обкладки.

Хлоропласты представлены в большом числе, располагаются равномерно сплошным постенным слоем. Структура хлоропласта — типичная для ассимиляционной паренхимы: в нем хорошо развита система упорядоченных в своем расположении гран и межгранных ламелл. Крахмальные зерна в хлоропластах почти не встречаются. Матрикс хлоропласта электронноплотный. Много свободных рибосом. Число и размер осмиофильных глобул приблизительно те же самые, что и в пластидах паренхимных обкладок.

Митохондрии. Особых отличий в расположении, числе, размерах и морфологии митохондрий мезофилла от митохондрий клеток обкладки мы не обнаружили. Иногда встречались митохондрии вытянутой формы. Система крист развита довольно хорошо, обнаружены свободные рибосомы и незначительное число мелких осмиофильных глобул. Рибосомы одиночные или собранные в полирибосомные цепочки, располагаются свободно по всей гиалоплазме. Эндоплазматический ретикулум развит несколько сильнее, чем в клетках обкладки, его элементы представлены пузырьками и небольшими продолговатыми цистернами с рибосомами на внешней поверхности ограничивающей мембраны. Большинство элементов эндоплазматического ретикулума расположено со стороны центральной вакуоли.

Плазмалемма гладкая, встречаются плазмодесмы на границе двух соседних клеток мезофилла.

Подводя итог сравнительному изучению ультраструктурного строения клеток паренхимных обкладок и мезофилла листа кукурузы, мы должны отметить, что основное различие заключается в структуре пластид и их расположении в клетках. Пластиды обкладки при мощном развитии ламеллярной системы почти полностью лишены гран и отличаются постоянным присутствием зерен крахмала. Своеобразная ориентация пластид наряду с общей полярностью в расположении компонентов протопласта в клетках дополняет характеристику паренхимной обкладки как весьма специализированной структуры в листьях паникоидного типа.

О том, что такая характеристика паренхимной обкладки не может быть распространена на все прочие типы, можно судить по следующему изученному нами объекту.

II. Triticum durum L.

Лист *Triticum durum* относится к «фестукоидному типу», характеризующемуся присутствием одновременно двух обкладок: местомной и паренхимной. Подробно останавливаться на структуре клеток местомной обкладки мы в этой работе не будем. Она представляет собой сплошной ряд клеток вокруг пучка с утолщенными U-образными стенками. Стенки клеток, пограничные с клетками паренхимной обкладки, остаются тонкими. Это сильно вакуолизированные клетки, сохраняющие, однако, тонопласт и живую цитоплазму, располагающуюся тонким пристенным слоем.

Клетки паренхимной обкладки

Клетки, составляющие паренхимную обкладку, по величине почти не отличаются от клеток пограничного мезофилла. Их оболочки несколько утолщены. Характерна сильная вакуолизация. Вакуоль занимает центральное положение. Вокруг нее вдоль клеточных стенок располагается цитоплазма с более или менее равномерно распределенными в ней органеллами (табл. 2). Полярности, столь резко выраженной в расположении цитоплазменных структур в клетках обкладки у кукурузы, здесь почти нет или она выражена не в столь резкой форме.

Пластиды. В клетках паренхимной обкладки у пшеницы, вопреки представлениям некоторых исследователей, довольно много хлоропластов. Хлоропласты имеют довольно правильную удлиненно-эллиптическую форму и равномерно распределены по периферии клетки, причем продольные их оси параллельны клеточной поверхности. Что особенно интересно и отличает хлоропласты обкладок пшеницы от хлоропластов обкладочных клеток листа кукурузы, — это наличие у них тонкой структуры, свойственной хлоропластам мезофилла: в хлоропласте представлена хорошо развитая система гран и межгранных ламелл. И во всех остальных чертах хлоропласт ничем не отличается от хлоропластов, расположенных в клетках соседней ассимиляционной паренхимы. Они имеют довольно много свободных рибосом и плотный матрикс. Крахмальных зерен в хлоропластах немного. Изредка встречаются осмиофильные глобулы.

Ядро неправильной формы, крупное, характеризуется чередованием участков со скоплением плотно окрашенного хроматина с участками более низкой электронной плотности.

Митохондрии расположены довольно равномерно в цитоплазме. Овальные или округлые по форме. Размер 1—1.5 μ. Система крист развита хорошо, но кристы, как правило, несколько раздуты, образуя внутримитохондриальные полости. Рибосомы, как правило, собраны в полирибосомные комплексы. Эндоплазматический ретикулум развит незначительно и выявляется на срезах в виде пузырьков с шероховатой поверхностью и небольших плоских цистерн. Плазмалемма почти везде плотно прижата к оболочке. На границе с мезофиллом часты плазмодесмы. Диктиосом на наших срезах не было. Изредка встречались лизосомоподобные тела, приблизительно 1 μ в диаметре.

Характеристика клеток мезофиллла, пограничных с обкладкой, у кукурузы значительно отличавшаяся от характеристики клеток паренхимной обкладки, у пшеницы во многих чертах совпадает с только что приведенной характеристикой клеток обкладки (табл. 3). Наиболее существенное различие наблюдается в числе пластид, которых в клетках мезофилла заметно больше, чем в клетках обкладки. Как и в мезофилле кукурузы, пластиды располагаются сплошным слоем вдоль клеточных стенок. Крахмальных зерен в пластидах мезофилла не наблюдалось. Ядро неправильной формы, слегка лопастное. Митохондрий довольно много, распределены они по клетке равномерно. Рибосомы составляют полирибосомные цепочки, иногда спирально закрученные. Эндоплазматический ретикулум шероховатый, развит слабо. Диктиосомы встречались, хотя и редко. Также в небольшом числе встречались лизосомоподобные тела. Плазмалемма большей частью гладкая, иногда образует небольшие впячивания.

III. *Hordeum pallidum*

Проводящий пучок окружен местомной и паренхимной обкладками. Местомная обкладка непрерывна. Оболочки клеток, составляющих ее, утолщены. Особенно сильно утолщены радиальные стенки.

Клетки паренхимной обкладки

Обкладка образована крупными округлыми клетками, хорошо пригнанными друг к другу. Клеточные оболочки довольно тонкие. Крупная вакуоль занимает почти всю полость клетки, оттесняя протопласт к периферии. Наблюдается некоторая полярность в распределении компонентов цитоплазмы: бо́льшая часть протопласта смещена на сторону клетки, примыкающую к мезофиллу.

Пластиды представлены в клетках паренхимной обкладки большим числом хлоропластов (8—14), в расположении которых отмечается определенная полярность. Большинство хлоропластов сосредоточено на той стороне клетки, которая граничит с мезофиллом, несколько реже расположены пластиды у радиальных стенок, и их почти совсем нет на границе с местомной обкладкой. Форма хлоропластов варьирует от овальной до почти ланцетной, встречаются хлоропласты неправильной формы (табл. 4). Внутренняя структура отдельного хлоропласта обычна, хорошо развита система гран и ламелл, граны образованы стопками дисков в количестве от 3 до 16—18 в каждой стопке. Расположение гран и ламелл в хлоропласте правильное. Крахмальные зерна либо совсем отсутствуют, либо их немного. Помимо крахмальных зерен, в хлоропластах встречается иногда значительное количество осмиофильных округлых глобул. Двойная ограничивающая мембрана хлоропластов отчетливо выражена.

Ядро постенно расположенное, крупное, лопастное. Среди ядерного содержимого выделяется несколько участков со скоплением плотно окрашенного хроматина. У данного вида в клетках паренхимной обкладки встречается большое число разнообразных по форме митохондрий; расположены они в цитоплазме одиночно или группами по две-три, скопление митохондрий наблюдается, как правило, возле хлоропластов и ядра (табл. 5). Отчетливо видна двухслойная ограничивающая мембрана. Электронная плотность митохондриального матрикса незначительна, система крист развита хорошо. Кристы рыхло располагаются в матриксе. Осмиофильные глобулы внутри митохондрий не обнаружены.

Рибосомы располагаются иногда свободно, иногда во внешних мембранах крист, но число их невелико. В клетках обкладки ячменя довольно хорошо развит эндоплазматический ретикулум. По типу он шероховатый и представлен в основном пузырьковидными элементами, равномерно расположенными в цитоплазме. Обнаружены диктиосомы, расположенные вдоль клеточной стенки. Диктиосомы находятся в физиологически активном состоянии, так как видны продуцируемые ими электроннопрозрачные «пузырьки Гольджи». Помимо описанных выше органелл, в цитоплазме клеток обкладки встречаются довольно крупные лизосомоподобные тела и капли жира неправильной формы. Плазмалемма гладкая, плотно прилегает к поверхности клеточной оболочки.

Характеристика клеток мезофилла

Клетки сильно вакуолизированы, вакуоль занимает центральное положение. Цитоплазма располагается постенно очень тонким слоем, причем толщина цитоплазматического слоя определяется величиной меньшего диаметра хлоропластов, в ней расположенных. Пластиды равномерным тонким слоем выстилают клетку по внутренней поверхности. Резких различий в структуре самих хлоропластов клеток мезофилла, по сравнению с хлоропластами обкладки, не наблюдается (табл. 6). В некоторых клетках встречается большее количество крахмальных зерен и осмиофильных глобул. Количество митохондрий несколько меньше, чем в обкладке, система внутренних мембран развита слабее. Отмечены делящиеся митохондрии. ЭР развит слабее, чем в клетках обкладки, шероховатый, представлен элементами пузырькового типа. Диктиосомы редки. Встречаются лизосомоподобные тела, капли жира. Плазмалемма гладкая, без впячиваний.

Обсуждение результатов

Анализ микрофотографий срезов клеток обкладки проводящих пучков трех изученных нами видов злаков позволяет дать дополнительную ультраструктурную характеристику «паникоидного» и «фестукоидного» типов листа. Данные ультраструктуры показали, что паникоидный тип, к которому принадлежит кукуруза, характеризуется наличием в клетках обкладки пластид особого типа с хорошо развитой ламеллярной системой, но со слабо развитыми, практически отсутствующими гранами. Постоянное наличие в этих пластидах определенного количества крахмала позволяет предполагать специфическую роль клеток обкладки в процессах ассимиляции и трансформации углеводов. Изучение ультраструктуры клеток обкладки и соседних клеток мезофилла подтверждает заключение Роде и Корвальо 1944) и Силаевой (1966) о довольно слабой фотосинтетической способности клеток паренхимной обкладки кукурузы. Основываясь на данных некоторых авторов, занимающихся этими вопросами, и исходя из собственных наблюдений, мы полагаем, что роль паренхимной обкладки у кукурузы сводится к накоплению и перераспределению углеводов и в меньшей степени обкладка предназначена для осуществления фотосинтеза. Пшеница и ячмень относятся к группе растений с фестукоидным типом листовой анатомии. Электронномикроскопическое изучение клеток обкладки этих видов выявило различия в их ультраструктуре по сравнению с кукурузой. И пшеница и ячмень характеризуются наличием вокруг мелких жилок хорошо развитой местомной обкладки. Клетки местомной обкладки пшеницы имеют неравномерно утолщенную оболочку, с ярко выраженным U-образным утолщением стенок, граничащих с элементами проводящей системы. Клеточная оболочка местомной обкладки ячменя не обнаруживает U-образных утолщений, несколько утолщенными являются лишь радиальные стенки. В клетках паренхимной обкладки мы обращали внимание прежде всего на характер пластид. Сравнительное изучение хлоропластов клеток обкладки и мезофилла у пшеницы не выявило существенного различия в их структуре, за исключением того, что в хлоропластах клеток обкладки было отмечено присутствие немногочисленных крахмальных зерен. Сходство в структуре пластид может говорить о приблизительно одинаковой их функциональной направленности. Предположение о том, что хлоропласты, несущие одну и ту же функцию фотосинтеза, построены в основном по одной и той же схеме, уже высказывалось некоторыми авторами (Кислюк и Машанский, 1965). Однако мы полагаем, что, несмотря на сходство в устройстве самих пластид, суммарная фотосинтетическая активность всех хлоропластов клеток обкладки у пшеницы будет, вероятно, все-таки ниже, чем в клетках мезофилла хотя бы потому, что в клетках мезофилла хлоропластов значительно больше по количеству и они в большинстве случаев более крупные. Что касается ультраструктурных особенностей клеток паренхимной обкладки ячменя, то полученные нами данные указывают на присутствие в них значительного числа хлоропластов. Между тем в литературе высказывалось предположение о том, что клетки паренхимной обкладки ячменя лишены хлоропластов (Приступа, 1964). Исследование цитоплазмы клеток паренхимной обкладки ячменя при больших увеличениях электронного микроскопа выявило их довольно интересную ультраструктуру. По данным Эзау (Esau, 1963) и Бюва (Buvat, 1964a), наличие в клетке ядра сильнолопастной формы является свидетельством высокой активности клетки. Мы находили именно такие ядра в клетках паренхимной обкладки ячменя. В них же нами обнаружены диктиосомы. Некоторые авторы, в частности Вейер и Томсон (Weier a. Thomson, 1962), отмечают, что диктиосомы вообще крайне редко встречаются в клетках листового мезофилла. Для клеток паренхимной обкладки ячменя характерно наличие большого числа митохондрий с хорошо развитой системой крист, что также может свидетельствовать о довольно высокой физиологической активности этих клеток.

Таким образом, у трех исследованных нами злаков, принадлежащих к двум типам листовой анатомии, выявлены существенные различия в ультраструктуре клеток паренхимной обкладки. В связи с этим можно говорить и о различии функций, выполняемых ими. Так, клетки паренхимной обкладки видов паникоидного типа в основном участвуют в углеводном обмене, фотосинтетическая же их активность незначительна.

Клетки паренхимной обкладки видов фестукоидного типа участвуют довольно активно в процессе фотосинтеза. Но и в пределах последнего типа намечаются некоторые различия, в частности по количеству содержащегося в пластидах крахмала. Клетки паренхимной обкладки пшеницы почти не имеют крахмальных зерен, в хлоропластах же клеток обкладки ячменя крахмала содержится довольно значительное количество. Эти различия объясняются, по-видимому, природой самих растений.

Приношу искреннюю и глубокую благодарность моему руководителю — кандидату биологических наук М. Ф. Даниловой за постоянное внимание к моей работе.

ЛИТЕРАТУРА

Авдулов Н. П. (1931). Кариосистематическое исследование семейства злаков. Бюлл. по прикл. бот., генет. и селек. 44. — Александров В. Г. (1924). Об одной из вероятных причин высокой продуктивности транспирации у некоторых травянистых растений. Научно-агрономич. журн., 11. — Александров В. Г. (1926). О суточных изменениях содержания крахмала в листьях, имеющих вокруг мелких жилок резко выраженную паренхимную обкладку. Журн. русск. бот. общ., 11, 1. — Кислюк И. М. и Е. Ф. Машанский. (1965). Ультрамикроскопическая структура хлоропласта. Бот. журн., 10. — Приступа Н. А. (1964). Перераспределение радиоактивных ассимилятов в тканях листа у злаков. Физиолог. раст., 11, 1. — Силаева А. М. (1966). Структура и возможная функция хлоропластов клеток обкладки сосудистых пучков. Физиолог. раст., 13, 4. — Brown W. V. (1958). Leaf anatomy in grass systematics. Bot. gaz., 119. — Buvat R. (1964). Infrastructures protoplasmiques du métaxylème de *Cucurbita pepo* au cours de leur differenciation. Compt. Acad. Sci., 258. — Duvale-Jouve J. (1875). Hystotaxie des feuilles de Graminées. Ann. Sci., Nat., 6, 1. — Esau K. (1963). Ultrastructure of differentiated cells of higher plants. Am. Journ. Bot., 50. — Haberlandt G. (1904). Physiologische Pflanzenanatomie, 3. — Metcalfe C. R. (1960). Anatomy of the Monocotyledons. I. *Gramineae.* — Prat H. (1936). La systématique des Graminées. Ann. Sci. Nat. Bot., 10, 18. — Richter P. (1891). Die Bromeliaceen vergleichend anatomisch Aetrachtet. Dissertation. — Rikli M. (1895). Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Cyperaceen, mit besonderer Berucksichtigung der inneren Parenchymscheide. — Rhoades M. M. a. A. Corvalhou. (1944). The function and structure of the parenchyma sheath plastids of the maize leaf. Bull. Torrey Bot. Club, 71 : 335—346. — Schneider-Orelli. (1909). Zentralblatt. f. Bakt., 24, Abt. 2. — Schubert B. (1897). Ueber die Parenchymscheiden in den Blättern der Dicotylen. Bot. Zentralblatt, LXXI. — Schwendener S. (1874). Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen. — Schwendener S. (1890). Die Mestomscheiden der Gramineenblatter. — Solereder H. (1898). Systematische Anatomie der Dikotyledonen. — Solereder H. und F. I. Meyer. (1930). Systematische Anatomie der Monokotyledonen, I. — Stebbins G. (1956). Taxonomy and the evolution of genera, with special reference to the family *Gramineae.* Evolution, 10, 3. — Trapp G. A. (1933). A study in the foliar endodermis in the *Plantaginaceae.* Transact. Royal Soc. of Edinbourgh, 57, 2. — Weier T. E. a. W. W. Thomson. (1962). Membranes of mesophyll cells of *Nicotiana rustica* and *Phaseolus* with particular reference to the chloroplast. Am. Journ. Bot., 49.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 25 II 1969).

SUMMARY

Some information is given in the paper concerning the structure and function of the cells of parenchyma bundle sheaths in certain grasses. Three species of *Gramineae* were studied assigned, according to Brown's classification (Brown, 1958), to the «panicoid» and «festucoid» types of foliar anatomy. The ultra-structure of the cells of the parenchyma sheath. and of the adjacent mesophyll cells was investigated. Substantial differences in the ultra-structure of the cells of the parenchyma sheath between the species belonging to the «panicoid» and «festucoid» types were observed. While wide differences in the cell structure between the parenchyma sheath. and the mesophyll were established in maize, no substantial differences in the cell structure between these tissues could be detected either in wheat or in barley. The differences in the ultrastructural features of the cells of the parenchyma sheath. in the plants studied suggest the existence of certain substantial differences in the functions of these cells.

УДК 581.9 (571.56)

Н. Г. Москаленко

К ФЛОРЕ ОКРЕСТНОСТЕЙ НОРИЛЬСКА (СЕВЕРО-ЗАПАД СРЕДНЕ-СИБИРСКОГО ПЛАТО)

N. G. MOSCALENKO. A CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF THE FLORA OF THE ENVIRONS OF NORILJSK (NORTH-WESTERN EXTREMITY OF THE CENTRAL-SIBERIAN PLATEAU)

В 1962—1964 гг. в составе экспедиционного отряда Всесоюзного научно-исследовательского института гидрогеологии и инженерной геологии автор изучала индикационное значение растительных сообществ района Норильска. В ходе исследований был собран гербарий сосудистых растений, насчитывающий 266 видов. В сборе гербария участвовали студентки МГУ А. Д. Виталь и В. С. Серегина.[1]

В публикуемом ниже списке 307 растений окрестностей Норильска учтены также известные автору сборы других коллекторов из того же района: опубликованные материалы Ф. Шмидта (Schmidt, 1872), собравшего в Норильских горах 72 вида; часть сборов А. И. Толмачева 1932 г., хранящихся в гербарии БИН АН СССР; сборы В. Н. Андреева, В. А. Коваkиной и других сотрудников Научно-исследовательского института сельского хозяйства Крайнего Севера, сделанные ими преимущественно в 1959 г. и определенные А. И. Толмачевым, Б. А. Юрцевым и др. В список включены также некоторые виды, приводимые для района Норильска в I—V выпусках «Арктической флоры СССР», но отсутствующие в сборах перечисленных коллекторов.

Исследованный район расположен на северо-западной окраине Средне-Сибирского плоскогорья в зоне лесотундры. Он включает долину р. Норильской и Норильское плато. Природные условия территории охарактеризованы во многих работах (Урванцев, 1931, 1959; Суслов, 1935; Анисимов, 1946; Павлов, 1959; Шамшура, 1959; Каплюк, 1962, и др.). Описание растительного покрова дано в ранее опубликованной статье автора (Москаленко, 1965).

Dryopteris fragrans (L.) Schott.* Изредка. Разреженная растительность осыпей.[2]

Woodsia ilvensis (L.) R. Br. Согласно «Арктической флоре СССР», встречается в лесотундре между Дудинкой и Норильском.

Botrychium lunaria (L.) Sw. Редко. Галечники.

Equisetum arvense ssp. *boreale* (Bong.) Rupr. Обычен. (Сборы В. Н. Андреева).

E. pratense Ehrh. Часто. Редкостойные леса, ивняки.

E. limosum L. Изредка. Болота, пойменные ивняки, заболоченные леса.

---

[1] Автор выражает глубокую благодарность сотрудникам Ботанического института АН СССР имени В. Л. Комарова Б. А. Юрцеву за его замечания, сделанные при подготовке списка к опубликованию и определение многих растений, Т. В. Егоровой, А. И. Толмачеву, Н. Н. Цвелеву, определившим многие виды сем. *Gramineae*, *Cyperaceae*, *Cruciferae*, *Compositae*, *Polygonaceae*, и А. К. Скворцову, определившему виды рода *Salix*.

[2] Звездочкой отмечены виды, собранные нами, но уже упоминавшиеся прежде Ф. Шмидтом (1872).

E. palustre var. *verticillatum* Milde. Изредка. Тундры.
E. variegatum Schleich. Изредка. Редкостойные леса, редколесья, тундры.
E. scirpoides Michx. Изредка. Редколесья, редины, тундры.
Lycopodium selago L. ssp. *selago**. Изредка.
L. selago ssp. *arcticum* (Grossh.) Tolm. (Сборы В. Н. Андреева).
L. annotinum L. (Schmidt, 1872).
L. pungens La Pyl. Часто. Редкостойные леса, тундры.
L. clavatum ssp. *monostachyon* (Grev. et Hook.) Sel. Редко. Ивняки по ручьям, тундры.
Selaginella selaginoides (L.) Link. Изредка. Тундры.
Picea obovata Ldb.* Часто. Редкостойные леса.
Larix sibirica Ldb.* Основная лесообразующая порода. Редкостойные леса, редины, ольховые тундры.
Juniperus sibirica Burgsd. Изредка. Редкостойные леса и редколесья.
Sparganium affine Schnitzl. Редко. Болота.
Potamogeton perfoliatus L. Изредка. Водоемы.
Hierochloë alpina (Liljebl.) Roem. et Schult. Часто. Щебнистые тундры.
H. odorata (L.) Wahlb. (*H. borealis* Roem. et Schult.: Schmidt, 1872).
Alopecurus pratensis L. Часто. Пойменные ивняки.
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.* Часто. Тундры.
A. arundinacea (Trin.) Beal. Изредка. Редкостойные леса, редколесья, редины.
Agrostis clavata Trin. Изредка. Заболоченные луга.
Calamagrostis langsdorffii (Link) Trin.* Часто. Редкостойные леса, ивняки.
C. lapponica (Wahlb.) Hartm.* Изредка. Тундры.
C. neglecta ssp. *groenlandica* (Schrank) Matuszk. Торфяники, редколесья, мохово-кустарничковые тундры.
C. holmii Lge. Приводится в «Арктической флоре СССР».
Deschampsia borealis (Trautv.) Roshev. Изредка. Тундры. В «Арктической флоре СССР» для района Норильска этот вид не показан, зато приводятся два близких таксона: *D. brevifolia* R. Br. и *D. glauca* Hartm. Разграничение всех трех таксонов на практике очень затруднительно. Не резко отграничен от них и приводимый ниже вид.
D. obensis Roshev. (*D. caespitosa* var. *grandiflora* Trautv.: Schmidt, 1872).
Trisetum spicatum (L.) Richt.* Редко. Обочины дорог.
Beckmannia syzigachne (Steud.) Fern. Редко. Обочины дорог.
Poa sibirica Roshev. Приводится в «Арктической флоре СССР».
Poa sp. (aff. *P. trivialis* L.). Редко. Заболоченные луга.
P. pratensis L.* Часто. Редкостойные леса, редколесья, пойменные ивняки.
P. alpigena (Fr.) Lindm. Часто. Тундры.
P. alpina L. (Schmidt, 1872). Приводится также в «Арктической флоре СССР» для соседних территорий.
P. palustris L. Изредка. Редкостойные леса.
P. glauca Vahl. Изредка. Тундры.
P. pseudoabbreviata Roshev. (Сборы В. Н. Андреева).
P. paucispicula Scribn. et Merr. Приводится в «Арктической флоре СССР».
P. arctica R. Br.* Редко. Тундры.
Arctophila fulva (Trin.) Anderss. Редко. Заболоченные луга.
Phippsia concinna (Th. Fr.) Lindeb. Приводится в «Арктической флоре СССР».
Puccinellia sibirica Holmb. Редко. Обочины дорог.
Festuca auriculata Drob. Редко. Разреженная растительность осыпей.
F. brachyphylla Schult. Часто. Тундры.
F. brachyphylla f. *vivipara*. (Сборы В. Н. Андреева).
F. rubra L. Изредка. Пойменные ивняки, редкостойные леса, редколесья.
F. cryophila Bobr. et V. Krecz. (*F. rubra* var. *arenaria* auct.: Schmidt. 1872).
F. altaica Trin.* Изредка. Щебнистые тундры.
Zerna inermis (Leyss.) Lindm. (*Bromus inermis* Leyss.: Schmidt, 1872).
Eriophorum angustifolium Honck.* Часто. Гипново-осоковые болота, тундры.

E. vaginatum L. Широко распространено. Тундры, торфяники.

E. brachyantherum Trautv. et Mey. Приводится в «Арктической флоре СССР».

E. russeolum Fries. Часто. Болота, тундры.

E. scheuchzeri Hoppe. Часто. Болота, берега ручьев. Для соседних территорий в «Арктической флоре СССР» показаны *E. callitrix* Cham. ex C. A. Mey. и *E. medium* Anderss.

Carex diandra Schrank. Редко. Болота.

C. redowskiana C. A. Mey.* Изредка. Редколесья, болота, тундры.

C. canescens L. Изредка. Болота.

C. tripartita All.* Редко. Тундры.

C. chordorrhiza Ehrh.* Часто. Болота.

C. wiluica Meinsh. Часто. Пойменные ивняки.

C. caespitosa L.* Редко. Редкостойные леса.

C. ensifolia Turcz. ex Gorodk. ssp. *arctisibirica* Jurtz. Широко распространенное растение. Редколесья, редины, тундры.

C. aquatilis Wahlb. Часто. Болота.

C. stans Drej. Часто. Тундры, болота.

C. angarae Steud. Приводится в «Арктической флоре СССР».

C. rariflora (Wahlb.) Smith.* Часто. Болота.

C. perfusca V. Krecz. (*C. atrata* auct.: Schmidt, 1872). Приводится в «Арктической флоре СССР».

C. atrofusca Schkuhr. ex Trautv. (*C. ustulata* Wahlb.: Schmidt, 1872).

C. misandra R. Br. Изредка. Тундры.

C. melanocarpa Cham. ex Kunth.* Изредка. Тундры.

C. sabynensis Less. Изредка. Тундры.

C. vaginata Tausch.* Изредка. Редколесья.

C. algida Turcz. Изредка. Тундры.

C. glacialis Mackenz. (*C. pedata* Wahlb.: Schmidt, 1872). Приводится в «Арктической флоре СССР».

C. rupestris Bell. ex All. (Schmidt, 1872). Приводится в «Арктической флоре СССР».

C. capillaris L. Редко. Тундры.

C. ledebouriana C. A. Mey. Часто. Редколесья, редины, тундры.

C. rostrata Stokes. Изредка. Болота.

C. rotundata Wahlb.* Часто. Болота.

C. saxatilis L. ssp. *laxa* Kalela. Изредка. Тундры.

Juncus biglumis L. Часто. Тундры.

J. triglumis L. (Сборы В. Н. Андреева).

J. castaneus Sm.* Часто. Тундры.

Luzula parviflora (Ehrh.) Desv. Часто. Редкостойные леса, редколесья, редины, тундры.

L. wahlenbergii Rupr. (*L. spadicea* var. *kunthii* E. Mey.: Schmidt, 1872).

L. nivalis Laest. ex Spreng. Изредка. Тундры.

L. confusa Lindb.* Изредка. Тундры.

L. multiflora ssp. *frigida* (Buch.) V. Krecz. Редко. Тундры.

Tofieldia pusilla (Michx.) Pers. Изредка. Тундры, редины.

T. coccinea Rich. Часто. Тундры, редины.

Veratrum lobelianum var. *mišae* Širyaev. Изредка. Пойменные ивняки, редкостойные леса, редколесья, редины.

Allium schoenoprasum L. Изредка. Пойменные ивняки, редкостойные леса.

Lloydia serotina (L.) Rchb. Изредка. Тундры.

Corallorhiza trifida Chatel. Редко. Тундры.

Coeloglossum viride (L.) Hartm. Редко. Редкостойные леса.

Salix reticulata L. Часто. Редколесья, редины, тундры.

S. polaris Wahlenb.* Часто. Щебнистые тундры.

S. pulchra Cham. Широко распространено. Ивняки, кустарниковые тундры.

S. saxatilis Turcz. Часто. Тундры, редколесья, редины.

S. glauca L. Широко распространено. Редколесья, редины, тундры.

S. reptans Rupr. Редко. Тундры.

S. lanata L. ssp. *lanata* (incl. *S. glandulifera* Flod.). Широко распространено. Ивняки, кустарниковые тундры.

S. recurvigemmis A. Skv. Часто. Тундры.

S. lapponum L. Редко. Тундры.

S. myrtilloides L. Изредка. Тундры.

S. pyrolifolia Ledeb. Изредка. Пойменные ивняки, редкостойные леса, редколесья.

S. hastata L.* Редко. Пойменные ивняки, редкостойные леса, редколесья.

S. viminalis L. Часто. Пойменные ивняки, редкостойные леса.

S. dasyclados Wimm. Широко распространено. Пойменные ивняки, редкостойные леса.

S. jenisseensis (Fr. Schmidt) Flod.* Изредка. Пойменные ивняки, редкостойные леса, редколесья, тундры.

Betula nana L. Широко распространено. Редколесья, редины, тундры, торфяники.

B. tortuosa Ledeb.* Широко распространено. Редкостойные леса.

Alnaster fruticosa (Rupr.) Ledeb. Широко распространено. Редкостойные леса, редколесья, пойменные ивняки, кустарниковые тундры.

Oxyria digyna (L.) Hill.* Изредка. Тундры.

Rumex acetosella L. Изредка. Пойменные ивняки. В «Арктической флоре СССР» рассматривается как заносное растение для Норильска и др. Как аборигенное для соседних районов (Дудинка на Енисее и др.) приводится близкий вид *R. graminifolius* Lamb.

R. arcticus Trautv. Часто. Тундры, пойменные ивняки.

R. longifolius DC. Приводится в «Арктической флоре СССР».

Polygonum aviculare L. Изредка. Обочины дорог.

P. undulatum Murr. (*P. polymorphum* var. *alpinum* [All.] Ledeb.: Schmidt, 1872).

P. viviparum L. Часто. Редкостойные леса, редколесья, редины, тундры.

P. bistorta L. ssp. *bistorta*. Изредка. Тундры, лужайки по ручьям.

P. convolvulus L. Приводится в «Арктической флоре СССР».

Claytonia joanneana Roem. et Schult.* Часто. Тундры.

Stellaria peduncularis Bunge.* Часто. Пойменные ивняки, редкостойные леса.

S. media (L.) Cyr. Редко. У жилья.

Cerastium jeniseense Hult.* Часто. Редкостойные леса, тундры, галечники.

C. regelii Ostf. var. *regelii*. Галечники. (Сборы В. А. Ковакиной).

C. beeringianum Cham. et Schlecht. Изредка. Тундры.

C. arvense L. Редко. Тундры.

Sagina saginoides (L.) Karst. Изредка. Тундры.

Minuartia verna (L.) Hiern. (Сборы В. Н. Андреева).

M. rubella (Whlb.) Graebn. Редко. Разреженная растительность осыпей.

M. macrocarpa (Pursh) Ostenf. (Сборы В. Н. Андреева).

M. arctica (Stev.) Asch. et Graebn. Изредка. Редины, тундры.

M. affine J. Vahl. Изредка. Тундры, лужайки по ручьям. В «Арктической флоре СССР» для близлежащих пунктов приводится также *M. tenellum* Tolm. (*Gastrolychnis angustiflora* ssp. *tenella* [Tolm.] Tolm. et Kozh.).

Coronaria flos-cuculi (L.) A. Braun. Редко. Редкостойные леса. Вероятно, заносное (ближайшие местонахождения — на юге Красноярского края).

Dianthus repens Willd. Изредка. Тундры.

Caltha palustris L. Изредка. Болота, пойменные ивняки.

Trollius asiaticus L. Часто. Лужайки по ручьям, пойменные ивняки, редкостойные леса, редколесья.

Delphinium elatum L. Изредка. Пойменные ивняки, редкостойные леса.

Aconitum septentrionale Koelle. Изредка. Пойменные ивняки.

A. czekanowskyi Steinb. Изредка. Редкостойные леса.

Atragene sibirica L. Изредка. Лужайки по ручьям.

Ranunculus gmelinii DC. Редко. Водоемы.
R. hyperboreus Röttb. Изредка. Водоемы.
R. lapponicus L.* Изредка. Тундры.
R. pallasii Schlecht. (Schmidt, 1872).
R. monophyllus Ovcz. Изредка. Пойменные ивняки, разнотравные лужайки по ручьям.
R. nivalis L. Изредка. Разнотравные лужайки по ручьям.
R. sulphureus Soland. Изредка. Разнотравные лужайки по ручьям.
R. pygmaeus Wahlb. Редко. Галечники по реке Талнах.
R. repens L. Изредка. Пойменные ивняки.
R. acris L. Изредка. Пойменные ивняки.
R. borealis Trautv. Изредка. Пойменные ивняки, тундры.
Thalictrum alpinum L.* Изредка. Тундры.
T. minus L. ssp. *kemense* (Fries) Mela et Cajand. Изредка. Пойменные ивняки, редкостойные леса.
Papaver radicatum Röttb. s. l. Изредка. Разнотравно-кустарничковые тундры, разреженная растительность плато.
P. pulvinatum A. Tolm. (Сборы А. И. Толмачева).
P. lapponicum (Tolm.) Nordh. (Сборы В. Н. Андреева).
Eutrema edwardsii R. Br.* Изредка. Тундры.
Descurainia sophioides Schulz. Часто. Обочины дорог, у жилья.
Erysimum cheiranthoides L. Редко. Тундры, берега ручьев.
Barbarea arcuata (Opiz) Rchb. Редко. У жилья.
Roripa palustris (Leyss.) Bess. Изредка. Берега ручьев.
Cardamine macrophylla Willd. Изредка. Пойменные ивняки, берега ручьев.
C. pratensis L. Часто. Редкостойные леса, редколесья, редины, ивняки.
C. bellidifolia L. Изредка. Тундры, разреженная растительность плато.
Arabis septentrionalis N. Busch. Редко. Тундры, разреженная растительность плато. Часть образцов уклоняется в сторону более южной расы — *A. media* N. Busch.
A. alpina L. Редко. Тундры.
Parrya nudicaulis (L.) Rgl. Изредка. Тундры.
Alyssum biovulatum N. Busch (*A. fischerianum* DC.: Schmidt, 1872).
Draba micropetala Hook. Часто. Разнотравно-кустарничковые тундры.
D. alpina L. Изредка. Тундры.
D. glacialis Adams. Часто. Тундры.
D. ochroleuca Bunge. Изредка. Тундры.
D. lactea Adams. Редко. Тундры.
D. fladnizensis Wulf. Изредка. Редины, тундры.
Capsella bursa-pastoris (L.) Med. Редко. У жилья.
Saxifraga punctata L. (*S. nelsoniana* D. Don). Часто. Редкостойные леса, редколесья, тундры.
S. nivalis L. (Schmidt, 1872).
S. tenuis (Wahlb.) H. Sm. Редко. Разреженная растительность осыпей.
S. hieracifolia Waldst. et Kit. Редко. Тундры.
S. foliolosa R. Br. Изредка. Тундры.
S. hirculis L. Изредка. Тундры.
S. cernua L. Изредка. Тундры.
S. spinulosa Adams. Изредка. Тундры.
Chrysosplenium alternifolium L. Редко. Пойменные ивняки, редкостойные леса.
Parnassia palustris L. Изредка. Пойменные ивняки, тундры.
Ribes acidum Turcz. ex Pojark. Изредка. Редкостойные леса.
Sorbus sibirica Hedl. Изредка. Редколесья и редины.
Rubus chamaemorus L. Часто. Торфяники, редкостойные леса, редколесья, редины, тундры.
R. arcticus L. Часто. Пойменные ивняки, редкостойные леса.
Comarum palustre L. Часто. Болота, пойменные ивняки.
Potentilla uniflora Ledeb. Изредка. Разреженная растительность плато.
P. stipularis L. (Schmidt, 1872, также сборы. Р. А. Дыдиной).

P. emarginata Pursh. Изредка. Разреженная растительность плато.

P. gelida C. A. Mey. (Сборы В. А. Ковакиной, определение А. И. Толмачева).

Novosieversia glacialis (Adams) Bolle. Часто. Щебнистые тундры, разреженная растительность плато и осыпей.

Dryas grandis Juz. Редко. Галечники реки Талнах.

D. octopetala L. Широко распространено. Тундры, редколесья, редины. Встречаются и формы, уклоняющиеся в сторону *D. punctata* Juz., очевидно, гибридные.

Filipendula ulmaria (L.) Maxim. Изредка. Пойменные ивняки, берега ручьев.

Sanguisorba officinalis L. Изредка. Пойменные ивняки, лужайки по ручьям, тундры.

Rosa acicularis Lindl.* Изредка. Редкостойные леса.

Melilotus albus Desr. Редко. У жилья.

Trifolium lupinaster L. Редко. Редкостойные леса.

T. repens L. Изредка. Обочины дорог.

T. pratense L. Редко. У жилья.

Astragalus frigidus (L.) Bunge. Часто. Разнотравно-кустарничковые и кустарниковые тундры.

A. alpinus L. ssp. *arcticus* (Bge.) Hult. (*A. subpolaris* Boriss. et Schischk.). Редко. Тундры.

A. tugarinovii N. Basil. (Сборы А. И. Толмачева с плато горы Рудной, 1932 г.).

Oxytropis arctica R. Br. ssp. *taimyrensis* Jurtz. Часто. Разнотравно-кустарничковые тундры.

O. nigrescens (Pall.) Fisch. Часто. Тундры.

O. middendorffii Trautv. ssp. *schmidtii* (Meinsh.) Jurtz.

(*O. schmidtii* Meinsh.: Schmidt, 1872). Растение описано Мюнхсгаузеном по сборам Ф. Шмидта из нашего района; позднее собрано А. И. Толмачевым.

Hedysarum arcticum B. Fedtsch. Часто. Тундры, редколесья, редины.

Vicia hirsuta (L.) S. F. Gray. Редко. У жилья.

V. cracca L. Редко. Редкостойные леса.

Geranium albiflorum Ldb. Изредка. Пойменные ивняки, редкостойные леса.

Empetrum hermaphroditum (Lge.) Hagerup. Часто. Редкостойные леса, редколесья, редины, тундры.

Viola repens Turcz. Изредка. Редкостойные леса, пойменные ивняки, болота.

V. biflora L. Изредка. Разнотравные лужайки по ручьям.

V. uniflora L. (Сборы Л. В. Махаевой в среднем течении р. Рыбной).

Epilobium palustre L. Изредка. Болота, тундры.

E. davuricum Fisch. Изредка. Тундры.

Chamaenerium latifolium (L.) Th. Fr. et Lange. Изредка. Тундры.

C. angustifolium (L.) Scop. Часто. Обочины дорог, гари, редкостойные леса.

Myriophyllum verticillatum L. Редко. Водоемы.

Hippuris vulgaris L. Изредка. Водоемы.

Cicuta virosa L. Редко. Болота.

Libanotis condensata (L.) Crantz (Schmidt, 1872).

Pachypleurum alpinum Ldb.* Изредка. Тундры.

Archangelica deccurens Ledeb. Пойменные ивняки, разнотравные лужайки по ручьям.

Phlojodicarpus villosus Turcz. (Schmidt, 1872; также сборы А. И. Толмачева и В. Н. Андреева).

Peucedanum salinum Pall. Изредка. Редкостойные леса, ивняки, тундры.

Pyrola grandiflora Rad. Часто. Редкостойные леса, редколесья, редины, тундры. Вероятно, часть образцов относится к *P. incarnata* Fisch., однако эти таксоны не всегда легко разграничимы.

P. minor L. Изредка. Редкостойные леса и редколесья.

Moneses uniflora (L.) A. Gray. Изредка. Редкостойные леса.

Ramischia obtusata (Turcz.) Freyn. Часто. Редколесья, редины, тундры.

Ledum palustre L. Широко распространено. Редкостойные леса, редколесья, редины, тундры, торфяники.

L. decumbens (Ait.) Small. Часто. Тундры.

Cassiope tetragona (L.) D. Don.* Часто. Торфяники.

Andromeda polifolia L.* Часто. Торфяники.

Chamaedaphne calyculata (L.) Moench. Изредка. Торфяники.

Arctous alpina (L.) Nied. Часто. Тундры, редколесья.

Vaccinium myrtillus L. Изредка. Редкостойные леса.

V. uliginosum L. (incl. var. *microphyllum* Lge.). Широко распространено. Редкостойные леса, редколесья, редины, тундры.

V. vitis-idaea L. (incl. var. *minus* Lodd.). Часто. Редкостойные леса, редколесья, редины, тундры.

Oxycoccus microcarpus Turcz. Изредка. Торфяники, тундры.

Androsace bungeana Schischk. et Bobr.* Часто. Тундры.

Trientalis europaea L. Редко. Редкостойные леса, редколесья.

Gentiana tenella Rottb. (Schmidt, 1872; также сборы В. А. Ковакиной).

Menyanthes trifoliata L. Гипново-пушицево-осоковые болота.

Polemonium acutiflorum Willd. Изредка. Редкостойные леса, тундры.

Mertensia sibirica (L.) G. Don (*M. denticulata* D. Don var. *baicalensis* Ledeb.: Schmidt, 1872).

Myosotis asiatica (Vest.) Schischk. et Serg. Часто. Пойменные ивняки, редкостойные леса, редколесья, редины, тундры.

Eritrichium villosum (Ldb.) Bge. Часто. Разнотравно-кустарничковые тундры.

Thymus reverdattoanus Serg. Изредка. Щебнистые тундры, разреженная растительность плато.

Veronica longifolia L. Часто. Ивняки, редкостойные леса.

Lagotis minor (Willd.) Standl.* Изредка. Тундры, разнотравные лужайки по ручьям.

Pedicularis amoena Adams.* Изредка. Тундры.

P. lapponica L.* Часто. Редкостойные леса, редколесья, тундры.

P. labradorica Wirs. Часто. Редкостойные леса, редколесья, тундры.

P. sudetica Willd. Редко. Тундры.

P. compacta Steph. Редко. Редкостойные леса.

P. dasyantha (Trautv.) Hadač. Изредка. Щебнистые тундры, разреженная растительность плато.

P. oederi Vahl. Часто. Редколесья, редины, тундры.

P. sceptrum-carolinum L. Изредка. Тундры.

Boschniakia rossica (Cham. et Schlecht.) B. Fedtsch. Изредка. Ольховые тундры.

Pinguicula villosa L. Редко. По ручьям.

Galium ruprechtii Pobed. Редко. Болота.

G. uliginosum L. Изредка. Болота.

G. boreale L. s. l.* Часто. Пойменные ивняки, редкостойные леса.

Linnaea borealis L.* Часто. Редкостойные леса.

Valeriana capitata Pall. Часто. Тундры, редколесья, редины.

Campanula glomerata L. Редко. Пойменные ивняки.

C. langsdorffiana Fisch. Изредка. Тундры.

Solidago virgaurea L. s. l. Изредка. Пойменные ивняки, редкостойные леса.

Erigeron eriocephalus J. Vahl. Изредка. Галечники.

E. acer L. Изредка. Редкостойные леса.

Antennaria villifera Boriss. Редко. Тундры.

Achillea millefolium L. Редко. Обочины дорог.

A. impatiens DC.* Часто. Пойменные ивняки, редкостойные леса, редколесья, редины, разнотравные лужайки по ручьям.

Tripleurospermum phaeocephalum (Rupr.) Pobed. Часто. Обочины дорог.

Tanacetum vulgare L. s. l. Изредка. Пойменные ивняки, редкостойные леса, обочины дорог.

Dendranthema mongolicum (Ling.) Tzvel. Изредка. Разнотравно-кустарничковые тундры.

Artemisia tilesii Lbd. Изредка. Обочины дорог.

Nardosmia frigida (L.) Hook. Часто. Пойменные ивняки, редкостойные леса, редколесья, тундры.

N. gmelinii DC.* Часто. Тундры.

N. glacialis Ldb. Изредка. Щебнистые тундры.

Arnica iljinii (Maguire) Iljin.* Изредка. Разнотравные лужайки по ручьям.

Senecio nemorensis L. Редко. Редкостойные леса.

S. resedifolius Less. Часто. Тундры.

S. congestus (R. Br.) DC. Часто. Обочины дорог, у жилья.

S. atripurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch. (*S. frigidus* auct. non Less.: Schmidt, 1872).

S. tunrdicola Tolm. Часто. Тундры.

Saussurea parviflora (Poir.) DC. Изредка. Тундры, редколесья, редины.

S. tilesii Ledeb.* Часто. Тундры, редколесья, редины.

Cirsium helenoides (L.) Hill (*C. heterophyllum* [L.] Hill s. l.). Изредка. Берега ручьев.

Taraxacum tundricola Hand.-Mazz. Редко. Лужайки по ручьям.

T. arcticum (Trautv.) Dahlst. Изредка. Тундры, берега ручьев.

Crepis chrysantha (Ldb.) Turcz. Редко. Тундры.

Кроме того, в каталогизационных списках, составленных сотрудниками Лаборатории растительности Крайнего Севера БИН АН СССР по сборам геоботаников Норильского института сельского хозяйства Крайнего Севера, отмечен еще ряд видов, без точного указания пункта сбора, нахождение которых в окрестностях Норильска вполне вероятно (многие из них известны из соседних районов): *Melandrium tenellum* Tolm. (*M. taimyrense* Tolm.), *Saxifraga hyperborea* R. Br., *Armeria sibirica* Wallr., *Myosotis palustris* L., *Adoxa moschatellina* L., *Aster alpinus* L., *A. sibiricus* L. s. l., *Crepis sibirica* L., *Polemonium boreale* Adams, *Androsace septentrionalis* L.

Принимая во внимание зональное положение территории и то, что приведенный выше список не является исчерпывающим, флора района может быть названа достаточно богатой. Вспомним, что для значительно большей площади северо-восточной части Средне-Сибирского плоскогорья А. Н. Лукичева (1963) приводит 231 вид сосудистых растений. Отчасти богатство флоры окрестностей Норильска определяется наличием здесь гор, поясной дифференциацией растительного покрова, имеет значение также положение района на стыке Западной и Восточной (Средней) Сибири.

Если ориентироваться на состав растений, обитающих в нижнем высотном поясе, флору окрестностей Норильска можно назвать гипоарктической (Толмачев, 1932) среднесибирского типа.[1] Для среднесибирских гипоарктических флор, по сравнению с собственно восточно-сибирскими, характерно повышенное участие общих с более западными секторами гипоарктики элементов — как таежных (*Picea obovata* и др.), так и гипоарктических (*Betula nana*, *Selaginella selaginoides* и многие другие), сочетающихся здесь с восточно-сибирскими видами, такими как *Salix pulchra* (изолированно встречается в районе северной оконечности Урала), *S. saxatilis*, немного восточнее — *Larix dahurica*, *Betula exilis* и др. Приенисейская, более западная часть гипоарктической Средней Сибири отличается от восточной перевесом «западных»[2] элементов (господство *Larix sibirica* в Норильской котловине!), присутствием *Betula tortuosa*, *B. nana*, *Salix lapponum*, *Zerna inermis*, *Polygonum bistorta* ssp. *bistorta*, повышенной ролью спутников темнохвойной тайги (черника, плауны, ряд видов таежного мелкотравья) и других бореальных и бореально-гипоарктических видов, которые в собственно восточной Сибири (к востоку от р. Лены) отступают к югу или не встречаются (*Alopecurus pratensis*, *Carex angarae*, *C. sabynensis*, *Salix jenisseensis*, *Aconitum septentrionale* s. l., *A.-czekanowskii*, *Delphinium elatum*, *Trollius asiaticus*, *Thalictrum minus* ssp. *kemense*, *Cardamine macrophyllum*, *Ribes acidum*, *Filipendula ulmaria*, *Mertensia sibirica*, *Trifolium lupinaster*, *Viola uniflora*, *Solidago virgaurea* s. l., *Cirsium helenoides (C. heterophyllum* s. l.*)*.

---

[1] В заключительном кратком анализе флоры приведены соображения Б. А. Юрцева, высказанные при обсуждении составленного нами флористического списка (личное сообщение).

[2] Речь идет о распространении видов в пределах Гипоарктики; выражения «западные» и «восточные» элементы употребляются по отношению к Средней Сибири и, в частности, к району исследований.

Среди перечисленных видов многие, по-видимому, имеют восточносибирское (в широком смысле слова, включая Среднюю Сибирь и южные горные районы Сибири) происхождение и к западу от Енисея распространены лишь в северных районах Западной Сибири, а некоторые и на Урале (*Cardamine macrophylla*, *Geranium albiflorum*, *Aconitum czekanowskii*, *Trollius asiaticus* и др.). Отчасти особенности флоры западной части Средней Сибири можно объяснить более мягким и влажным климатом горных приенисейских районов, которые, в частности, характеризуются наибольшей мощностью снегового покрова (Климатический атлас СССР, 1960; Физико-географический атлас мира, 1964). А это существенно сказывается на климатической обстановке нижнего горного пояса (включая широкие долины и межгорные котловины). Не случайно также именно в приенисейской полосе Средней Сибири далеко на север выдвигаются некоторые умеренно высокогорные и монтанные растения, характерные для более гумидных и снежных горных цепей Южной Сибири, такие как *Selaginella selaginoides*, *Poa alpina*, *Carex perfusca*, *Polygonum undulatum*, *Betula tortuosa*, *Claytonia joanneana*, *Trollius asiaticus*, *Draba ochroleuca*, *Potentilla gelida*, *Geranium albiflorum*, *Pedicularis compacta*; большинство перечисленных здесь видов, как правило, не проникает в Арктику.

Из западных арктических и аркто-альпийских видов и рас в окрестностях Норильска еще встречается амфиатлантический вид *Arabis alpina*, а также *Veratrum lobellianum* var. *mišae*, *Luzula multiflora* ssp. *frigida*, *Pedicularis dasyantha*, *Taraxacum tundricola*. Но в целом флора горнотундрового и подгольцового пояса гор Норильского плато и особенно состав горнотундровых (аркто-гольцовых и гольцово-арктических) видов, в отличие от флоры лесного пояса и состава бореальных и гипоарктических видов, носят подчеркнуто восточносибирский характер и теснейшим образом связаны с арктической флорой Восточной Сибири. Из восточносибирских или преимущественно восточносибирских видов нашей флоры, не известных западнее Енисея или едва переходящих Енисей, могут быть названы *Poa pseudoabbreviata*, *P. paucispicula*, *Salix saxatilis* (монтанный вид), *Papaver pulvinatum*, *Potentilla uniflora*, *Dryas grandis* (монтанный вид), *Astragalus tugarinovii*, *Oxytropis nigrescens*, *O. middendorffii* (ssp. *schmidtii*), *Nardosmia glacialis*, *Saussurea tilesii* и др. Ряд видов генетически восточносибирских после большой дизъюнкции на севере Западной Сибири появляется в Уральском секторе Арктики (*Novosieversia glacialis*, *Crepis chrysantha*, *Silene paucifolia*, *Lagotis minor*, *Pedicularis amoena* и др.). Среднесибирская гольцово-арктическая раса: *Oxytropis arctica* ssp. *taimyrensis* (ssp. *arctica* — в центральноканадской Арктике). Преимущественно арктические виды: *Draba lactea*, *D. glacialis*, *D. micropetala*, *Ranunculus nivalis*, *R. pygmaeus*, *Taraxacum arcticum*, *Salix reptans* и др.

Таким образом, флора горнотундрового пояса окрестностей Норильска по своим географическим связям существенно отличается от таковой лесного пояса; по-видимому, существенно отличными были и условия ее формирования. Отметим также значительное сходство горнотундровой флоры окрестностей Норильска с флорой расположенного восточнее плато Путорана (Мироненко, 1968).

Немалый интерес представило бы сравнение флоры окрестностей Норильска с флорой расположенного на той же широте района порта Дудинки на Енисее, где древесная растительность находится у своего полярного предела распространения. Однако, несмотря на то что район

Дудинки с давних пор посещался многочисленными коллекторами и из него имеются обширные гербарные сборы, до сих пор о флоре окрестностей Дудинки приходится судить по старым работам Н. Шейца (Scheutz, 1888), Ф. Шмидта (Schmidt, 1872) и отчасти по картам ареалов, опубликованным в «Арктической флоре СССР». Основываясь на этих материалах, можно отметить ряд существенных отличий флоры Дудинки от флоры Норильска. Характер флоры Дудинки во многом определяется прохождением здесь широкой долины Енисея, по которой с юга продвинулись такие виды, как *Rheum compactum* L., *Isatis jacutensis* N. Busch и многие другие, с севера — целый ряд тундровых видов, таких как *Dupontia fisheri* R. Br., *Juncus arcticus* Willd. ssp. *arcticus*, *Hierochloë pauciflora* R. Br., и многие другие. Флора Норильска отчасти отражает более защищенное положение Норильской котловины, дающей приют лесной растительности и многим типично бореальным видам, но еще большее значение имеет горный рельеф окрестностей Норильска и наличие в горах горнотундрового пояса, а также фрагментов горнотундровой растительности в пределах лесного и подгольцового поясов. Именно с горными тундрами и отчасти со скалами и приречными галечниками лесного пояса связано произрастание в районе Норильска целого ряда отсутствующих в окрестностях Дудинки восточносибирских аркто-гольцовых и горных (монтанных) субарктических видов; еще более резко восточносибирский характер флоры выражен на Центральной Путоране.

ЛИТЕРАТУРА

Анисимов М. И. (1946). О климате Норильска. Бюлл. техн. информации Норильского комбината, 5—6. — Арктическая флора СССР, I—V. (1960—1966). — Геоботаническое районирование СССР. Под редакцией Е. М. Лавренко. (1947). — Каплюк Л. Ф. (1962). Почвы Норильской долины. Тр. I Сибирской конференции почвоведов. — Климатический атлас СССР, I. (1960). — Лукичева А. Н. (1963). Растительность северо-запада Якутии и ее связи с геологическим строением местности. — Мироненко О. Н. (1968). Горные тундры бассейна р. Котуй (Эвенкия). Бот. журн., 8. — Москаленко Н. Г. (1965). Растительный покров окрестностей Норильска. Бот. журн., 6. — Павлов Б. С. (1959). Геокриологические особенности Норильского района. В сб.: Материалы по общему мерзлотоведению. — Суслов С. П. (1935). Географические наблюдения в Енисейской лесотундре. Тр. Инст. физич. географии, 14. — Толмачев А. И. (1932). Флора центральной части Восточного Таймыра. Тр. Полярн. комисс., 8. — Урванцев Н. Н. (1931). Климат и условия работы в районе Норильского месторождения. Тр. Полярн. комисс., 14. — Урванцев Н. Н. (1959). Енисейское рудное поле. Тр. НИИГА, 102, 10. — Физико-географический атлас мира. (1964). — Шамшура Г. Я. (1959). Влияние снежного покрова на тепловой режим грунтов в Таймырской тундре. В сб.: Материалы по общему мерзлотоведению VII Международного совещания по мерзлотоведению. — Scheutz N. J. (1888). Plantae vasculares Jenisseenses. — Schmidt Fr. (1872). Florula jenisseensis arctica. Mem. Acad. Sci. S.-Pb., сер. VII, 18, 1.

Всесоюзный
научно-исследовательский институт
гидрогеологии и инженерной геологии,
Москва.

(Получено 29 IV 1969).

SUMMARY

The paper comprises a list of vascular plants occurring in the environs of the town Noriljsk (266 aboriginal species) based on the author's herbarium collected during 1962—1964, the collections of the earlier explorers having been also taken into consideration. In a concise analysis of the flora substantial differences in the geographical connections of the boreal and hypoarctic elements of the flora on the one hand, and of the arcto-alpine and partly of the montane elements on the other hand are pointed out. The bulk of the former is represented by species lacking in the hypoarctic regions of East Siberia (to the east of the river Lena), but usual in those of West Siberia and East Europe, while the East-Siberian element prevails among the latter species, the floristic bonds with the arctic regions of Siberia being very conspicuous.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 58.002 : 632.166

А. Медвека-Корнас

МЕТОДЫ УЧЕТА НАКОПЛЕНИЯ ПОДСТИЛКИ НАЗЕМНЫМИ МАКРОФИТАМИ

С 1 рисунком

A. MEDWECKA-KORNAŚ. THE METHODS OF QUANTITATIVE DETERMINATION OF LITTER ACCUMULATION BY TERRESTRIAL MACROPHYTES

Введение

Подстилка, образуемая макрофитами — деревьями, кустарниками и травянистыми растениями играет очень важную роль в наземных экосистемах, особенно в круговороте веществ и передаче энергии в системе растение—почва. Подстилка оказывает определенное влияние на количество и химические особенности гумуса, а также на микроклимат поверхности почвы; накопившийся толстый слой подстилки создает специфическую среду и может быть использован человеком для различных экономических целей. Некоторые из ее компонентов способствуют возобновлению растительных сообществ.

Вследствие этих причин подстилка, особенно лесная, служила объектом изучения; указания на это можно найти в классических трудах Эбермайера (Ebermayer, 1876), обзорах Лутца и Чандлера (Lutz a. Chandler, 1946), Брея и Горхэма (Bray a. Gorham, 1964). Методы количественной оценки приводятся только в немногих работах (Корчагин, 1960; Chalupa, 1961), они относительно просты, но разнообразны. Целью настоящей работы является предложение некоторых возможных путей стандартизации этих методов для получения сравнимых данных; в ней приводятся одновременно и некоторые видоизменения для приспособления их к местным условиям. Методы эти нуждаются еще в более детальной разработке. Представляемый материал основан на доступных автору литературных данных, методике Международной биологической программы (IBP, Methodology Leaflet, Ovington a. Newbould, 1967) и личных исследованиях в Научно-исследовательском центре охраны природы в Кракове (Medwecka-Kornaś, 1967).

Некоторые основные определения

Термин «подстилка» употребляется применительно ко всем экосистемам (лесным, травяным, пустынным) для обозначения остатков, лежащих на поверхности почвы, преимущественно составленных из мертвых растений или их опавших частей. Прямостоячие мертвые растения (например, не упавшие еще древесные стволы) сюда не включаются.

Наиболее существенными компонентами подстилки являются листья, почечные чешуи, кора, опавшие цветки, плоды или семена; крупные —

ветви и упавшие стволы. Большая часть этого материала рано или поздно разлагается, за исключением тех семян, которые могут дать всходы.

Подстилка, имеющаяся в экосистеме в данный момент на определенной площади, может рассматриваться как ее биомасса (biomass) или урожай (standing crop) и количество ее может быть выражено в единицах веса (например, в кг/га) или в единицах энергии (ккал/га) на единицу площади.

Количество подстилки, отлагающееся в экосистеме за определенный период, называется продукцией подстилки (litter production), определяется по возможности за целый год и выражается в кг/га в год. При таком определении продукция подстилки идентична опаду (litter fall), но не приросту мертвого вещества (increment of dead material), потому что часть последнего может сохраняться растениями под поверхностью почвы.

Уменьшение количества подстилки в экосистеме, вызванное разложением (decay) и минерализацией, поеданием животными, уносом ветром, уборкой урожая человеком и т. д., может быть названо исчезновением подстилки (disappearance of litter).

Накопление подстилки зависит как от скорости образования (продукции) подстилки (rate of production), так и от скорости ее исчезновения.

Подстилка (A), накопившаяся на поверхности почвы, по отношению к возрасту и степени разложения может быть разделена на три слоя: L — свежее органическое вещество, F^0 — частично разложившаяся подстилка, H — бесформенная (аморфная) подстилка. Эти слои раньше обозначались соответственно — Ао; Ао. .; Ао. . .

Методы оценки продукции подстилки

Общие принципы. Пробные площади для этих исследований должны быть по возможности однородными и принадлежать к одной растительной ассоциации или даже более низкой таксономической единице: субассоциации или фации. По-видимому, целесообразно ограничить размеры такой пробной площади до 1 га (100×100 м); местообитания (site) больших размеров или неоднородные делятся на части, рассматриваемые по отдельности.

Сбор подстилки осуществляется в основном следующими путями.

1. Постоянным сбором растительных остатков, осыпающихся в экосистеме, при этом принимаются специальные меры предосторожности для предупреждения исчезновения опада (метод ловушек — litter trap method).

2. Однократный или повторный учет количества подстилки с поверхности почвы (учет наземной подстилки — ground litter sampling). Этот метод может использоваться с некоторыми видоизменениями для крупных и мелких компонентов подстилки; в последнем случае необходимо знание скорости исчезновения.

Ловушки, так же как и мелкие учетные площадки для сбора подстилки, могут быть распределены по пробной площади случайно или систематически. Лучшим, однако, является, по-видимому, распределение по методу «Золотых точек» (Golden points), которые находятся в поле по специальным таблицам (Zubrzycka, 1960).[1]

Этот способ обеспечивает более равномерное распределение проб, чем распределение по методу случайности (рандомизированное), кроме того он позволяет выбор дополнительных точек на той же площади.

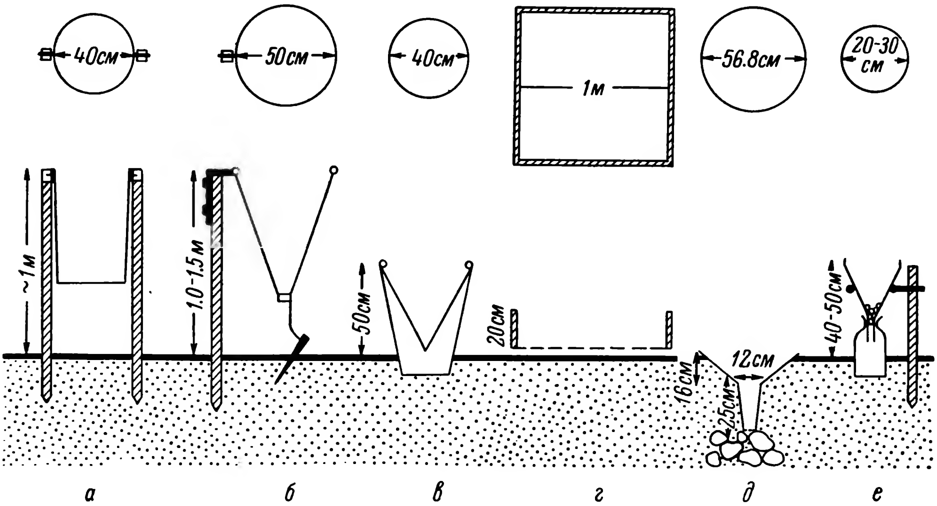
Число образцов (ловушек или площадок для учета наземной подстилки) зависит от размера последних, но для удовлетворения требованиям статистики их должно быть не меньше 25—30 на га. В более богатых растительных сообществах, менее однородной горизонтальной структуры, а также в случаях специальной заинтересованности в исследовании малочисленных видов по мере надобности увеличивается сначала число, а затем размер образцов (Newbould, 1967). По-видимому, целесообразно, чтобы число и размеры образцов были достаточно велики для обеспечения точности в 5% при доверительном уровне в 95% (Ovington a. Newbould, IBP Methodological Leaflet).

---

[1] «Таблицы Золотых точек», составленные Зубржицкой (Zubrzycka), можно получить в Исследовательском центре охраны природы в Кракове по ул. Любича, 46.

Для снижения пограничного эффекта ловушки и учетные площадки должны быть круглыми.

Частота сбора подстилки зависит от фенологии экосистемы и принятой методики. Во всяком случае учеты должны дать результаты, являющиеся репрезентативными для всего годового цикла или всего сезона вегетации, и должны, как минимум, основываться на нескольких (самое малое — трех) годах наблюдения.



Типы ловушек для учета накопления подстилки в растительных сообществах.

а — обычный мешок из парусины; *б* — мешок из нейлоновой сетки или парусины, подвешенный к колу и закрепленный внизу маленьким колышком (чтобы предотвратить выдувание подстилки); *в* — ванночка из органического стекла или пластиката с териленовым мешком внутри; *г* — плоские подносы с деревянными бортами и дном из териленовой и нейлоновой сетки; *д* — жестяные воронки с экраном в нижнем конце, закопанные в почву (камни внизу способствуют дренажу); *е* — ловушка для мелкого опада, состоящая из полиэтиленовой воронки со стеклянной ватой в нижней ее части, опущенная в полиэтиленовую бутылку. *В верхней части рисунка* — вид на ловушки сверху; *в нижней части рисунка* — ловушки в вертикальном разрезе. Более подробные описания ловушек даны: ловушки типа *а* — у Медвека-Корнас, 1967; *б*, *в*, *г*, *д* — у Ньюболда, 1967; *е* — у Корчагина, 1960.

Собираемый материал должен разбираться сначала по видам, а после этого — по отдельным органам растений, высушиваться при температуре 85° до постоянного сухого веса, взвешиваться или оцениваться по своей калорийности, содержанию золы и т. д. После этого по соответствующей формуле может быть вычислена продукция.

Метод ловушек. В литературе описано очень большое число различных видов ловушек: мешки, ванночки, ящики, плоские подносы, воронки (Newbould, 1967). Здесь упоминаются только некоторые из них, которые нам кажутся наиболее подходящими (см. рисунок). Для улавливания подстилки в лесах рекомендуются конические мешки, подвешенные на петлях на расстоянии около 1 м над почвой (Ovington a. Newbould, 1967, IBP Methodological Leaflet; Ovington a. Murray, 1964 г., цит. по: Newbould, 1967). Эти мешки должны быть легко проницаемы для воды, т. е. сделаны из нейлоновой сетки или парусного холста, и иметь у верхушки не меньше 0.5 м в диаметре (площадь 1962 см^2), длина мешка примерно 60—70 см. Они должны быть прикреплены к кольям или каким-нибудь образом утяжелены для предотвращения уноса их ветром.

Здесь можно упомянуть о том, что исследования Анджейвского, Боровского и Ольжевского (Andrzejewski, Borowski a. Olszewski) в Беловежской Пуще (личные сообщения исследователей) в северо-восточной Польше, где применялись квадратные мешки 25 различных размеров, показали, что оптимальной величиной отверстия является площадь в 1000 см^2 (32×32 см). В аналогичных исследованиях под Краковом хорошие результаты дали мешки с круглым отверстием в 1250 см^2. Ловушки подобных размеров, по-видимому, являются наиболее подходящими для исследований в лесах умеренной зоны.

Для некоторых типов сообществ (особенно тропических лесов), может быть, необходимо будет применять мешки бо́льших размеров, но подобных исследований не производилось (Kira и др., 1967а, 1967б). Должны быть приняты меры предосторожности против поедания собранных семян, например путем прикрытия некоторых ловушек предохранительными экранами.

Для сбора семян и плодов удобны воронки из жести с экранами или коллекторами в нижней части (см. также Newbould, 1967). Плоские и частично закопанные в почву, они могут быть использованы для сбора опада наземного яруса. Для этих же целей могут быть приспособлены ящики, закопанные подносы. Плоские, неглубокие ловушки могут быть использованы, однако, только в особых условиях, например, когда плотность травостоя препятствует выдуванию подстилки из ловушек.

Освобождаться от опада ловушки должны часто, с более короткими интервалами в теплом и влажном, чем в сухом и холодном климате; в умеренных лесах — 1 раз в неделю, во всяком случае не реже 1 раза в месяц. Общее количество материала, собранного в течение вегетационного периода, может служить основой для расчета продукции подстилки по отношению к площади.

Части растений большего размера, чем половина диаметра ловушки, должны собираться отдельно, с деревянных рам с продырявленным дном или прямо с поверхности почвы (см. дальше); вес собранного материала включается в расчеты. Очень мелкие компоненты подстилки, например пыльца растений, могут собираться при помощи клейкой бумаги или бутылок с подносами (Newbould, 1967).

Сбор подстилки с поверхности почвы. Используются различные способы сбора: ручной граблями, механический, проводимый на площадках различного рода. Размеры площадок для сбора мелких компонентов подстилки подбираются таким же образом, как для сбора опада. Опыт автора показал, что в лесах умеренной зоны учет опада лучше всего производить на 25—30 площадках, размером каждая по 1000 см^2; для однородного слоя подстилки достаточно примерно половины общей площади учета. Относительно небольшие пробы хороши в луговых сообществах (Newbould, 1967).

Площадки, закладываемые в поле, должны быть окружены рамками, закрепленными в почве. Подстилка с площадок подрезается ножом по рамке и затем выбирается. При таком способе в образец включается подстилка всех ярусов экосистемы: крон деревьев, подлеска, травяно-кустарничкового яруса — и в результате составляется представление об «урожае подстилки» (standing crop).

Если возможно отличать подстилку текущего сезона, то можно учесть общее количество подстилки за этот период. Для отделения текущего опада от более старых листьев можно использовать экраны или предварительную очистку площадки. Такой способ учета может привести к занижению величины продукции, особенно если некоторые компоненты подстилки относительно быстро исчезают.

Продукция подстилки (P) может быть также определена двукратным учетом наземного слоя в течение вегетационного периода и расчетом разницы массы между определениями. В этом случае для получения более точных результатов необходимо привлекать данные об исчезновении подстилки; расчет ведется по формуле:

$$\mathrm{P} = \mathrm{D} + S_1 - \mathrm{So},$$

где D — масса подстилки, исчезнувшей за исследуемый период времени; So — масса подстилки, учтенная в начале наблюдения; S_1 — масса подстилки в конце этого периода.

Для получения сведений об исчезновении подстилки должны быть использованы следующие методы. Изучая первичную продукцию травяного сообщества, Вигерт и Эванс (Wiegert a. Evans, 1964) применяли метод парных площадок. В начале некоторого периода с первой площадки были собраны и взвешены мертвые растительные остатки (мертвое вещество — dead material); со второй площадки удалялась зеленая масса (green material). Благодаря такому приему предотвращалось увеличение массы подстилки на второй площадке. По истечении некоторого периода времени, в конце наблюдений, мертвые растительные остатки собирались и взвешивались со второй учетной площадки. Разница в величинах, полученных в различное время с различных площадок, указывала количество исчезнувшей подстилки (D). Этот метод в несколько видоизмененном виде с успехом применялся Ломники и Бандола (A. Lomnicki a. E. Bandola; K. Jankowska); особенно пригодным он оказался для исследований сообщества с сомкнутым травяным покровом.

Величина исчезнувшей подстилки (D) может быть также найдена путем помещения образцов подстилки в сетчатых мешочках на поверхность почвы и определения разницы в весе этих образцов в начале и конце опыта.

Продукция крупных компонентов подстилки может быть оценена пересчетом этих компонентов, измерением и сбором через определенные промежутки времени с определенной площади, например с прямоугольных площадок, размером 10×10 м или 1×5 м (Сукачев и Дылис, 1966). Для сбора опада отдельных деревьев также рекомендуют площадки, размером примерно около 10% площади проекции кроны (Корчагин, 1960).

Во избежание затруднений с определением размера учетных площадок Кира с сотрудниками (Kira и др., 1967а, 1967б) использовали длинный пояс из пластичной сетки, который они подвешивали у поверхности почвы.

Продукция подстилки иногда оценивается косвенно, исходя из годичного прироста живых зеленых органов (например, собиранием листьев со срубленных деревьев или кустарников), принимается при этом во внимание продолжительность их жизни (Müller a. Nielsen, 1965). Необходимо, однако, подчеркнуть, что между биомассой образовавшихся листьев и массой опада может возникнуть разница в результате поедания животными, например гусеницами (Carlisle и др., 1966).

Некоторые особенности продукции подстилки в различных экосистемах. Продукция подстилки тесно связана с биомассой растительного покрова, точнее — с величиной ее годичного прироста, являясь обычно равной или меньшей, чем последняя. Поэтому более высокую величину она имеет в благоприятных условиях, например во влажном тропическом климате, по сравнению с условиями, менее благоприятными для жизни растений, — например в холодных или сухих районах. В то же время накопление мертвого органического вещества очень неравномерно (Kira, Shidei, 1967б); наиболее высоко оно в кустарничковой тундре и бореальном лесу (тайге) и самое низкое — в тропическом лесу. Опад может также сильно изменяться и по ритму — быть постоянным или сезонным (Bray a. Gorham, 1964; Родин и Базилевич, 1965), и по величине, увеличиваясь в сильный ветер или бурю. Все эти факты имеют очень важное значение при детальных исследованиях подстилки в различных зонах и в различных экосистемах.

В тропических вечнозеленых лесах опад можно учитывать ежедневно в определенные периоды года (Kira и др., 1967а, 1967б), однако такой учет не выявит ритма опада, который может иметь место в этих условиях (Richards, 1966). В вечнозеленом хвойном лесу рекомендуется постоянный учет, и ловушки могут быть сходными с применяемыми для учета плодов (Тольский, 1932, — по: Корчагин, 1960). Листья, сохраняющиеся на деревьях в течение нескольких лет, опадают постепенно. С другой стороны, слой подстилки иногда бывает трудно отделить от грубого сырого гумуса (торфа). В листопадных лесах даже однократный учет сразу же после опада листьев может дать некоторые общие сведения о величине продукции листьев, однако во избежание получения неполных данных желателен сбор подстилки в течение всего вегетационного сезона (Ovington, 1963). В несомкнутых лесах и саваннах распределение подстилки менее равномерно и при сборе должны приниматься специальные меры предосторожности против выдувания ветром.

Продукция подстилки травяных сообществ в высокой степени зависит от выпаса и выкашивания, которые должны быть приняты во внимание при расчетах. В степях мертвое растительное вещество образует слой «войлока» (Сукачев и Дылис, 1966), и здесь наиболее целесообразен, по-видимому, сбор с поверхности почвы. Сбор подстилки с поверхности удобен также и в вересковых пустошах (heathlands — Cormack a. Gimingham, 1964). В низкорослых арктических и альпийских сообществах масса мертвых растительных остатков может учитываться таким же путем, как и прирост растительной массы (Bliss, 1962 г.), или как это делала В. Д. Александрова в 1958 г. в своих исследованиях биомассы (Сукачев и Дылис, 1966). На болотах мертвое растительное вещество накапливается в течение многих лет и продукция его может быть измерена определением годичного прироста торфа (Lieth, 1967). В пустынях продукция подстилки многолетних растений может оцениваться путем сбора отмерших растительных остатков и семян на учетных площадках (Сукачев и Дылис, 1966), а также эфемеров во время максимального развития их биомассы.

Из приведенных данных следует, что в одних случаях, в зависимости главным образом от строения растительного покрова, лучшим методом является применение ловушек, а в других — сбор подстилки с поверхности почвы. Наилучшие же результаты могут быть достигнуты применением обоих этих способов. Для сравнения продукции подстилки в различных экосистемах чрезвычайно важно не только применить удовлетворительные методы определения ее величины, но также получить сведения о местных факторах, влияющих на продукцию, в частности, необходимы сведения об экспозиции и влажности почвы, густоте древостоя, хозяйственном использовании и т. д. Без этих сведений невозможны критические обсуждения результатов и вскрытие географических различий.

Автор выражает благодарность всем участникам Парижского симпозиума за замечания, высказанные по статье, кроме того, особенно проф. А. А. Корчагину, Кюнельту (W. Kühnelt), Макфайдену (A. Macfyden) и Ньюболду (P. J. Newbould) за прочтение рукописи и ценные замечания.

ЛИТЕРАТУРА

Корчагин А. А. (1960). Методы определения семеношения древесных пород и лесных сообществ. В кн.: Полевая геоботаника, II. — Родин Л. Е., Н. И. Базилевич. (1965). Биологическая продуктивность основных типов растительности северного полушария Старого Света. ДАН СССР, 157, 1. — Сукачев В. Н., Н. В. Дылис. (ред.). (1966). Программы и методы биогеоценологических исследований. — Bray J. R. a. F. Gorham. (1964). Litter production in forests of the world. In: J. B. Cragg (ed.) Advances in Ecological Research, 2. — Carlisle A., A. H. F. Brown, E. J. White. (1966). The litter fall, leaf production and the effects of defoliation by *Tartrix viridana* in a sessile oak (*Quercus petrea*) woodland. Ecology, 54, 1. — Chalupa V. (1961). Contribution to the leaf production of the beech and oak forest. Reports of the forest research institutes of Czechoslovakia, 23. — Cormack E., C. H. Gimingham. (1964). Litter production in *Calluna vulgaris* L. Ecology, 52, 2. — Ebermayer E. (1876). Die gesamte Lehre der Waldstreu mit Rücksicht auf die chemische Statik des Waldbaues. — Kira T., H. Ogawa, K. Yoda. (1967a). Comparative ecological studies on three main types of forest vegetation in Thailand. IV. Dry matter production, with special reference to the Khao Chong rain forest. Nature and life in Southeast Asia, V.. — Kira T., T. Shidei. (1967б). Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. Japanese Journ. of Ecology, 17, 2. — Lieth H. (1967). Indirect methods of measurement of dry matter production. In: Proceedings of the Montpellier Symposium, S. E. Eckardt (ed.), Methodology of plant eco-physiology. Paris (Arid Zone Research, XXV). — R. F. Jr. Chandler. (1946). Forest soils. — Litz H. J., Medwecka-Kornaś A. (1967). Ecosystem studies in a beech forest and meadow

in the Ojcow National Park. In: A. Medwecka-Kornaś (ed.). Studia Naturae, ser. A. — Müller D., J. Nielsen. (1965). Production brutto, pertes par respiration et production netto dans la forêt ombrophile tropicale. Det. Forstlige Forsogsvaesen i Danmark, 29. — Newbould P. J. (1967). Methods for Estimating the Primary Production of Forests. IBP, Handbook 2. — Ovington J. D. (1963). Flower and seed production. A source of error in estimating woodland production, energy flow and mineral cycling. OIKOS, 14, 2. — Ovington J. D. a. P. J. Newbould. (1967). General procedures for determining the organic production of woodlands. IBP Methodology Leaflet. — Richards P. W. (1966). The tropical rain forest. An ecological study. — Wiegert R. G., F. C. Evans. (1964). Primary production and the disappearance of dead vegetation on an old field in South-eastern Michigan. Ecology, 45, 1. — Zubrzycka L. (1960). On the distribution of sampling points in a place. Zastosowania Matematyki, V.

Охрана природы,
Исследовательский центр,
Польская Академия наук.

(Получено 20 V 1969).

SUMMARY

A definition of «litter» is proposed, the significance of this concept, one of the basic concepts associated with the primary productivity being revealed: the methods of collecting litter samples are considered, as well as the methods of quantitative determination of accumulation and decomposition of litter in all the types of eco-systems, mainly in the forest types. The main attention is paid to the recent research-work of Polish investigators that is in progress at the Polish botanical institutions.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.522.4 : 582.475 : 551.481.2

А. А. Храмов и В. И. Валуцкий

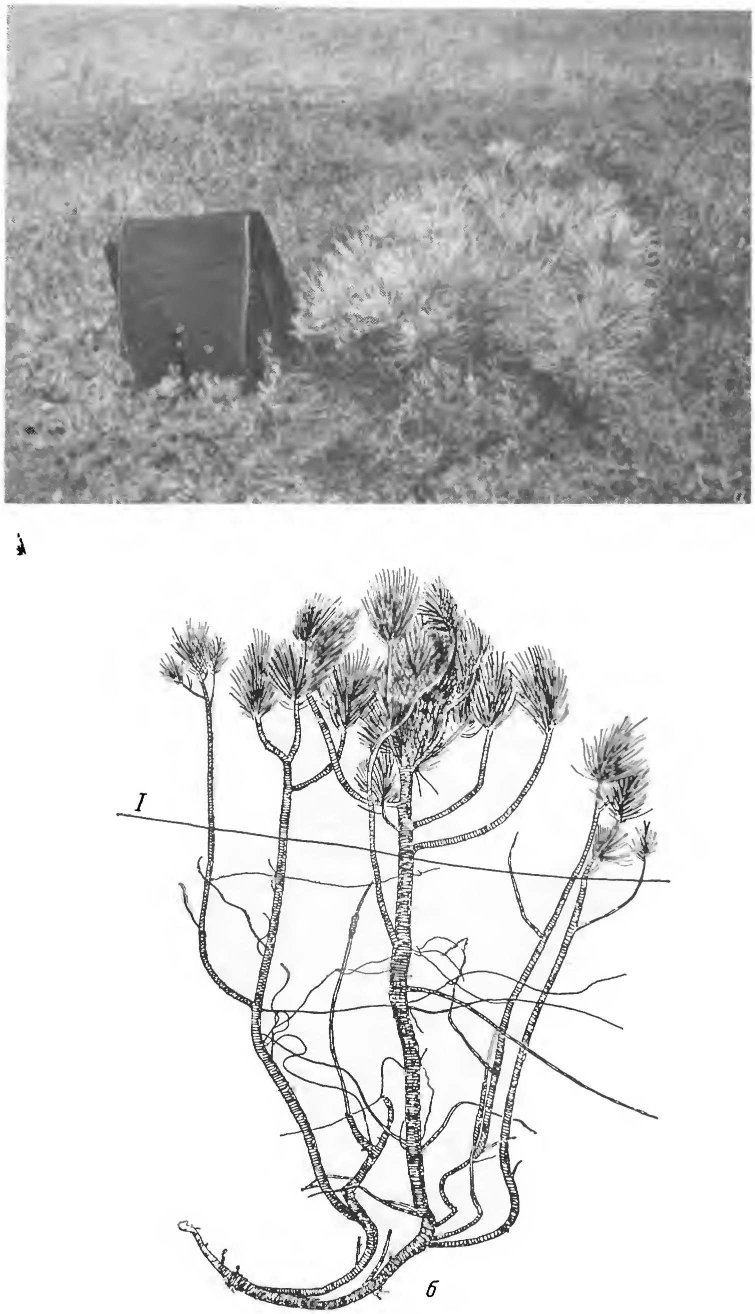
НЕОБЫЧНАЯ ФОРМА *PINUS SIBIRICA* (RUPR.) MAYR НА ВЕРХОВОМ БОЛОТЕ

С 1 рисунком

A. A. KHRAMOV AND V. I. VALUTZKY. AN EXTRAORDINARY FORM OF *PINUS SIBIRICA* (RUPR.) MAYR ON A RAISED BOG

В подзоне южной тайги Западной Сибири кедр сибирский *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr является обычной породой, имеющей максимальную высоту 30—35 м и диаметр ствола 1.0—1.8 м. Но в неблагоприятных экологических условиях он не достигает таких размеров и приобретает ряд признаков, позволяющих говорить об экологических формах его («Флора СССР», I). Так, в крайне жестких условиях верховых болот угнетенный кедр участвует в формировании древесного яруса наряду с рямовой сосной, для которой описано несколько экологических форм (Сукачев, 1905; Аболин, 1915). В работах Б. Н. Городкова (1912, 1916) рассмотрен вопрос о произрастании кедра на сфагновых болотах Западной Сибири и дается описание особой формы — рямового кедра (*Pinus sibirica* f. *turfosa* Gorodk.). Рямовый кедр с ясно выраженным стволом, высотой 6—7 м, по мнению Б. Н. Городкова, является формой, вполне аналогичной рямовой сосне (f. *nana* Pall.), и произрастает главным образом по более сухим участкам с плотным торфом и по краям крупных болотных массивов, где благодаря улучшению дренажа скорость нарастания сфагнов менее значительна.

На Иксинском болоте, расположенном на водоразделе левых притоков Оби — Иксы и Шегарки, на участках грядово-мочажинного и грядово-озерного комплексов нами был встречен сибирский кедр кустовидной формы. Обследованная часть болотного массива находится на западном склоне водораздела в окрестностях дер. Яря Бакчарского района Томской области. Для этой части массива характерна четко выраженная пространственная смена растительных группировок в ряду окраина — середина. Участки суходольного кедрового леса («Яринские кедровые острова») в сторону болота сменяются полосой сосново-березовых заболоченных лесов, последние переходят в полосу сначала рослого, а затем и малого ряма. Ближе к середине болота сосна постепенно мельчает, ярус ее изреживается и при переходе ряма к грядово-мочажинному и далее к грядово-мочажинно-озерному комплексу она остается лишь на грядах. Во всех этих группировках болотной растительности встречается единично угнетенный древовидный кедр высотой от 1 до 3 м, а иногда до 6—8 м. На участках грядово-мочажинного и грядово-мочажинно-озерного комплексов с верховой торфяной залежью мощностью 2.5—3.0 м на грядах, имеющих высоту 40—50 см, господствует *Sphagnum fuscum*. На этих грядах вместе с сосной и изредка встречающимся древовидным кедром



Кустарниковый кедр.

а — общий вид куста, растущего на гряде верхового болота; *б* — куст, извлеченный из торфа. *I* — уровень мохового покрова.

произрастает кедр в виде невысоких кустов, принимаемых с первого взгляда за групповой подрост (рисунок, *а*). При раскопке таких «кустов» выяснилось, что некоторая часть их действительно представляет собой лишь совокупность изолированных друг от друга кедриков, выросших из отдельных семян в одном гнезде. Но бо́льшая часть «кустов» оказалась единичными особями, кустообразно разветвленными на некоторой глубине под слоем торфа (рисунок, *б*).

В целях выяснения морфологии надземной части кустов кедра было обследовано 40 кустов на участках грядово-мочажинного и грядово-мочажинно-озерного комплексов. Размеры кустов сравнительно невелики. Максимальные поперечники куста по длинной и короткой стороне — 145 и 92 см, а в среднем, для большей части кустов, — 70 и 50 см. Высота над поверхностью мохового покрова 17—80 см, средняя 45—50 см. 60% обследованных кустов имеют от 3 до 6 скелетных осей (ветвей первого порядка). Лишь отдельные кусты состоят из двух или, как максимум, из 10 и более таких ветвей. Измерения отдельных скелетных осей показали, что длина их от места ответвления (ниже поверхности) до верхушечной почки колеблется от 36 до 100 см; максимальный диаметр ветви 0.4—1.9 см, диаметр ветви на уровне мохового покрова 0.4—1.4 см.

При раскопке и детальном обследовании 20 кустов было обнаружено, что глубина залегания корневой шейки варьирует в довольно широких пределах — от 35 до 70 см, в среднем 45 см. Длина погребенной стволовой части куста вследствие сильной искривленности ветвей несколько превышает глубину залегания корневой шейки и составляет в среднем 60—70 см, общая длина куста от корневой шейки до верхушек ветвей — 110—120 см. Таким образом, соотношение надземной и погребенной частей куста приблизительно 1 : 1. Первичная корневая система уже в раннем возрасте отмирает, так же как и нижние части погребенных скелетных осей. Вместо нее формируется система шнуровидных придаточных корней, отходящих в изобилии от первичного ствола или нижних частей живых ветвей. Придаточные корни простираются в горизонтальной плоскости вдоль гряды, достигают иногда длины двух метров и, подходя ближе к поверхности торфа, обильно разветвляются. Самый верхний придаточный корень отходит на глубине 3—25 см.

Постепенное отмирание первичного ствола и нижних частей выходящих на поверхность ветвей приводит к образованию куста кедра, состоящего из нескольких равноправных осей, остающихся связанными между собой лишь механически. Каждая такая ось имеет свою корневую систему из придаточных корней и функционирует самостоятельно. Для другой части кустов, имеющих более или менее развитый первичный стволик, свойственно иное строение. Первичный стволик сразу не погибает, а под влиянием неблагоприятных условий местообитания задерживается в росте, верхушка его усыхает. При этом интенсивно развиваются и растут вверх несколько боковых ветвей. Эти боковые побеги со временем затормаживаются в росте и в свою очередь дают ветви, выносящие на поверхность скудные пучки хвои. Образуется куст, состоящий из скелетных осей, связанных на глубине не только мертвыми, но и живыми тканями, и имеющих общую корневую систему.

Определение возраста куста в целом по годичным слоям затруднено по той причине, что при росте и развитии кедра на болоте протекают одновременно два процесса — прирост ветвей по диаметру и высоте, с одной стороны, и постепенное или скачкообразное прекращение прироста по диаметру и отмирание нижних частей осевых ветвей. Ясно, что количество годичных колец на срезе у корневой шейки или в любом другом месте ни в коей мере не соответствует возрасту всего куста. Для выявления хода роста и для определения возраста куста в целом и отдельных его осевых ветвей были обработаны три модели. Начиная от корневой шейки и до вершин ветвей были сделаны поперечные спилы и замерялся диаметр через каждые 5 см, и на этих спилах под увеличением производился подсчет годичных колец. Результаты подсчетов показали, что рост кедра как в высоту, так и по диаметру происходит очень медленно и весьма неравномерно. Форма первичного стволика и осевых ветвей не такая, как у обычных древесных растений, а веретеновидная, утолщенная в середине и суженная в нижней и верхней частях. Судя по количеству годичных колец на срезах, возраст первой модели не меньше 27 лет, второй не менее 41 года, а третьей не менее 44 лет. Возраст куста в целом, по-видимому, легче всего определить через прирост по высоте. Прирост ветвей, по нашим измерениям, за последние 3—4 года колеблется от 0.5 до 2.5 см. Даже при грубом допущении, что в среднем прирост равен 2 см в год, возраст первой модели составляет не менее 56 лет, второй не менее 76 лет, а третьей модели не менее 95 лет. Если же учесть, что в первые годы молодые кедры растут всегда медленнее, то предельным возрастом кустовидного кедра на верховом болоте следует считать 100 лет.

Кроме рассмотренных выше особенностей кустовидного кедра, имеется также ряд анатомо-морфологических отличий его от типичной формы кедра. На поперечных спилах стволика и ветвей наблюдается эксцентричность и тонкослойность древесины, свидетельствующие о крайне неблагоприятных условиях жизни кедра. Обращает на себя внимание весьма слабое ветвление. Мутовки несут не более 1—2 ветвей и образуются далеко не каждый год. Охвоение слабое. Количество охвоенных ветвей на скелетной оси 2—7, длина охвоенной части также незначительна: в среднем 3—5 см. Хвоя светло-зеленая, несколько короче, чем у обычного кедра: длина ее от 2.5 до 8 см, причем на одной и той же ветви имеется и короткая, и длинная хвоя. Форма хвои на поперечном срезе типична для вида. Число смоляных ходов в подавляющем большинстве случаев равно трем и лишь изредка встречается по два смоляных хода. Хвоя держится на ветках 2—3 года, опадение ее происходит не целыми пучками, а отдельными хвоинками. Репродуктивных органов (цветков, шишек) на кустах кедра не обнаружено, хотя наблюдения проводились в течение двух летних сезонов. По-видимому, кедр в таких суровых условиях существования стерилен.

Для того чтобы оценить степень участия кустовидного кедра в сложении сообщества, был проведен учет численности его. На участке грядово-мочажинного комплекса с наибольшим обилием кедра на гряде была заложена учетная площадка размером 100 м^2 (10×10 м). На ней оказалось 88 экземпляров сосны и кедра. Из них 75 сосен высотой от 0.3 до 2.5 м; из 13 экземпляров кедра 7 были древовидной формы и 6 — кустовидной.[1] Следовательно, на одном гектаре площади гряд произрастает около 600 кустов кедра, а в пересчете на гектар грядово-мочажинного комплекса (соотношение гряд и мочажин равно 1 : 4) этих кустов будет около 120. На второй площадке размером 400 м^2 (8×50 м) было зарегистрировано 18 кустов, что составляет в переводе на 1 гектар площади гряд 450, а на 1 гектар комплекса 90 кустов. Третья пробная площадка лентовидной формы (10×300 м) была заложена на участке грядово-мочажинного комплекса с наименьшим обилием карликового кедра на грядах. На этой площадке был 31 куст кедра, что составляет на 1 гектар площади комплекса около 20 кустов.

Моховой сфагновый покров на участках, где произрастает кедр, развит хорошо и характеризуется энергичным ростом. Прирост господствующего здесь *Sphagnum fuscum* на грядах, определенный по росянке, составляет, по нашим измерениям, 0.7—1.4 см в год.

Обследованная часть верхового болота находится в непосредственной близости (в 2—3 км) от окаймляющих его с юго-запада массивов кедровых лесов. Очевидно, что семена кедра приносятся на болото кедровками, которые устраивают свои запасы, закапывая орехи в мох на грядах. Можно предположить, что одна часть семян попадает в более благоприятные для прорастания кедра условия и в дальнейшем из них развиваются хотя и угнетенные, но имеющие вид дерева растения. Другая часть семян с самого начала попадает в очень неблагоприятные условия (затопление, отсутствие аэрации, плотный моховой покров и др.) и может совсем не дать всходов. В случае успешного прорастания семян дальнейшее развитие всходов все-таки будет сильно заторможено. Угнетающее действие быстро растущего сфагнового покрова в первую очередь и формирует столь необычную для кедра жизненную форму. Подобно многим болотным растениям, кедр приобретает ряд специфических морфологических особенностей, позволяющих ему расти в столь неблагоприятных условиях.

---

[1] Не исключено, что в это число попали и группы молодых кедров, растущих в одном гнезде изолированно друг от друга.

Таким образом, кустовидный карликовый кедр, совершенно утративший типичный облик дерева, представляет собой крайнюю степень деградации популяции вида и является особой кустарниковой экологической формой. Эту кустарниковую жизненную форму кедра можно считать в некотором смысле параллельной болотной кустарниковой форме сосны Р. И. Аболина — *Pinus silvestris* L. f. *pumila* (Аболин, 1915) — и назвать *Pinus sibirica* f. *pumila*.

Однако факт совместного произрастания на грядах карликового кустовидного и древовидного угнетенного кедра может быть объяснен, с другой стороны, возможностью существования генетической разнокачественности семян, приносимых на болото. Можно предположить, что существуют отдельные формы суходольного кедра, из семян которых в экстремальных условиях на болоте развиваются кедры столь необычного габитуса. Это предположение можно проверить лишь экспериментально, высевая в различных условиях болота семена, взятые с отдельных деревьев на суходоле.

Вопрос о естественных формах кедра сибирского, в том числе о болотных формах его, является важным в теоретическом и практическом отношении. Можно надеяться, что при дальнейших детальных исследованиях форм кедра в болотных условиях будет выделен ряд новых экологических форм, аналогичных формам болотной сосны.

ЛИТЕРАТУРА

Аболин Р. И. (1915). Болотные формы *Pinus silvestris*. Тр. Бот. музея ИАН, XIV. — Городков Б. Н. (1912). Очерк растительности низовьев р. Конды. Ежегодник Тобольск. губ. музея, XX. — Городков Б. Н. (1916). Наблюдения над жизнью кедра *Pinus sibirica* Mayr в Западной Сибири. Тр. Бот. музея ИАН, XVI. — Сукачев В. Н. (1905). О формах болотной сосны *Pinus silvestris*. Лесной журнал, 3. — Флора СССР. (1934). I.

Центральный Сибирский
ботанический сад
Сибирского отделения
Академии наук СССР,
г. Новосибирск.

(Получено 22 VII 1968).

УДК 541.144.7 : 582.29(571.511)

Э. А. Барашкова

ФОТОСИНТЕЗ КУСТИСТЫХ ЛИШАЙНИКОВ *CLADONIA ALPESTRIS* (L.) RABH. И *CLADONIA RANGIFERINA* (L.) WEB. НА ТАЙМЫРЕ

С 5 рисунками

E. A. BARASHKOVA. PHOTOSYNTHESIS IN FRUTICOSE LICHENS *CLADONIA ALPESTRIS* (L.) RABH. AND *C. RANGIFERINA* (L.) WEB. IN THE TAIMYR PENINSULA

Кустистые лишайники играют значительную роль в сложении растительного покрова в тундре, лесотундре и северной тайге. Они представляют большой экономический интерес как корм северных оленей и как источник получения антибиотиков. Между тем вопрос о продуктивности кустистых лишайников изучен очень слабо.

В литературе есть многочисленные данные о фотосинтезе у лишайников. Однако фотосинтезу кормовых лишайников посвящено сравнительно небольшое количество работ (Quispel, 1959; Lange, 1962, 1965; Smith, 1962; Bliss, Hadley, 1964; Lange u. Metzner, 1965; Мокроносов и Нифонтова, 1968; Нифонтова, 1968, и др.), показавших очень низкий уровень ассимиляции у этих организмов.

Мы не ставили перед собой задачи систематизировать имеющиеся и иногда трудносопоставимые данные, так как они получены на основе исследований, проведенных преимущественно в камеральных условиях, эпизодически в разное время года и дня, при разной увлажненности ягеля, с использованием разных методов определения фотосинтеза.

Цель наших опытов заключалась в изучении некоторых особенностей фотосинтеза двух видов кормовых лишайников: *Cladonia alpestris* (L.) Rabh. (кладонии альпийской) и *C. rangiferina* (L.) Web. (кладонии оленьей) в условиях Заполярья. Исследования проводились в Таймырском национальном округе, в окрестностях ст. Тундра Норильской ж. д. (в 30 км к востоку от г. Дудинки), на участке карликовоберезово-лишайниковой тундры водораздельного плато. По многолетним данным местной гидрометеорологической станции, в г. Дудинка среднегодовая температура воздуха — 10.7°; безморозный период продолжается 77 дней; лето прохладное, влажное; средняя температура июня 3.8°, июля 12.0°, августа 10.4°, сентября 3.2°, относительная влажность воздуха по месяцам равна соответственно 78, 71, 78, 81%.

Определение фотосинтеза проводилось по методу Заленского, Семихатовой и Вознесенского (1955) с применением радиоактивного углерода. В статье З. С. Игумновой и В. Ф. Шамурина (1965) имеется ссылка на применение этого метода к лишайникам. Однако никаких данных авторы не приводят. А. Т. Мокроносов и М. Г. Нифонтова (1968), Нифонтова (1968) также проводили исследования фотосинтеза лишайников с использованием радиоактивного углерода, но методика их исследований отличалась от нашей (Мокроносов, 1966). Нами за вегетационный период 1964 г. было сделано девять круглосуточных определений интенсивности фотосинтеза (2, 11, 12 июля, 5, 7, 10, 11 августа и 3, 4 сентября) с интервалами в 4 часа. Насыщающая концентрация CO_2 поддерживалась в пределах от 0.3 до 1%, удельная активность 0.5 мк/л CO_2, растения экспонировались 20 мин. Во время опыта к газгольдеру параллельно присоединялись две камеры, в каждую из которых помещали живую часть подециев двух видов лишайников. Одна из камер затемнялась для определения темновой фиксации CO_2. В ходе опыта мы определяли освещенность, температуру и влажность воздуха, влажность ягеля. Подеции фиксировались горячим спиртом. Диски с порошком из растений высушивались до постоянного веса и сразу же взвешивались, чтобы избежать ошибки в весе за счет большой гигроскопичности порошка. Радиоактивность препаратов определялась при помощи торцевого счетчика Т-25-БФЛ, присоединенного к счетной установке Б-2. Каждый диск просчитывался до двух тысяч импульсов. При вычислении активности препаратов вносились поправки на фон счетчика и самопоглощение β-частиц в слое препарата.

Результаты определений фотосинтеза у кормовых лишайников мы представили в виде кривых интенсивности фотосинтеза по месяцам (рис. 1) и отдельным дням (рис. 2—4). Такой анализ дает возможность выявить некоторые общие и частные закономерности процесса.

Данные интенсивности фотосинтеза по месяцам (рис. 1) показывают, что в июле (период полярного дня), августе (период белых ночей) и сентябре (период сумеречных ночей) в основном наблюдается двувершинный характер кривой. Более интенсивно растения фотосинтезируют в утренние и вечерние часы. Днем, в связи с повышением температуры воздуха и подсыханием подециев, процесс замедляется. Особенности ассимиляции кладонии альпийской в вечерние часы июля, очевидно, можно объяснить своеобразием микроклиматических условий. Оба вида лишайников фотосинтезируют в период ночных часов полярного дня. У кладонии альпийской в июле, в три часа ночи, интенсивность фотосинтеза достигла своего наиболее высокого суточного уровня.

При анализе хода фотосинтеза в течение 2 суток (рис. 2—4) мы рассматривали световое и темновое поглощение CO_2. Наиболее высокий уровень светового поглощения у кладонии оленьей в июле наблюдался при температуре воздуха 16°, в августе и сентябре — при 9°. Влажность ягеля соответственно по месяцам в эти часы была равна 44, 32, 52%, влажность

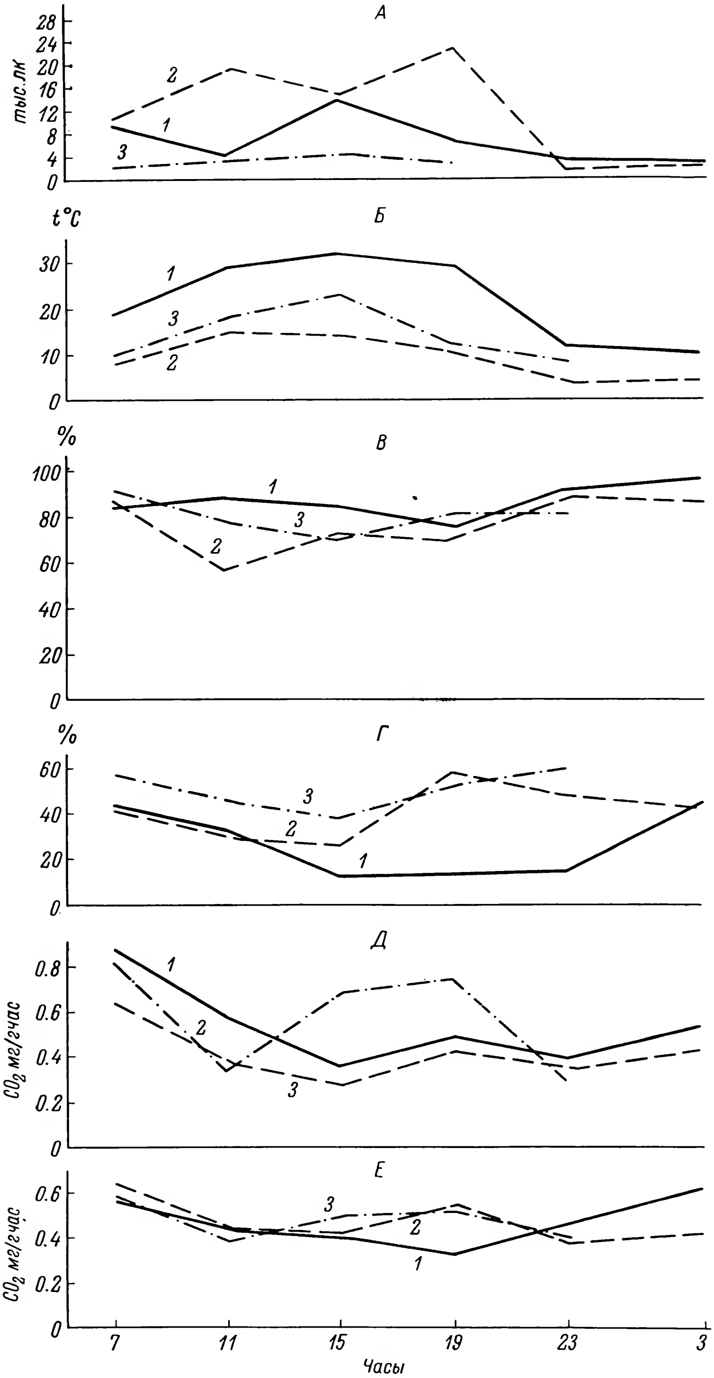


Рис. 1. Интенсивность фотосинтеза кормовых лишайников *Cladonia rangiferina* и *C. alpestris* в июле, августе и сентябре 1964 г.

По оси абсцисс — часы наблюдений; *по оси ординат*: *А* — освещенность (в тыс. лк), *Б* — температура воздуха (в °С), *В* — влажность воздуха (в %), *Г* — влажность ягеля (в %), *Д* — интенсивность фотосинтеза в CO_2 мг/г час *Cladonia rangiferina*, *Е* — интенсивность фотосинтеза в CO_2 мг/г час *C. alpestris*. *1* — наблюдения в июле (2, 11, 12-го числа); *2* — наблюдения в августе (5, 7, 10, 11-го); *3* — наблюдения в сентябре (3, 4-го числа).

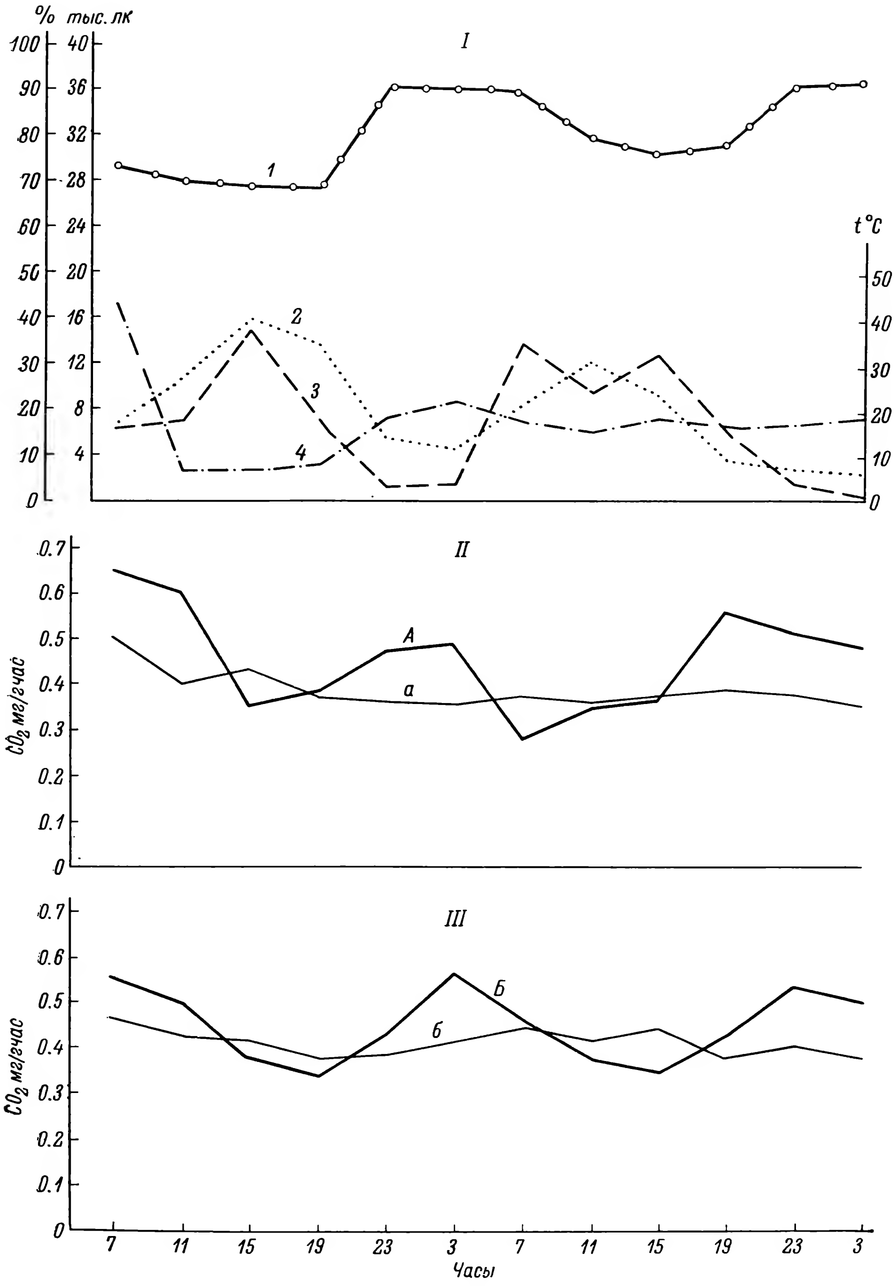


Рис. 2. Интенсивность фотосинтеза кормовых лишайников *Cladonia rangiferina* и *C. alpestris* 11—13 VII 1964.

I — По оси абсцисс — часы наблюдений; *1-я ордината* — влажность воздуха (в %) (*кривая 1*), влажность ягеля (в %) (кривая 4); *2-я ордината* — освещенность (в тыс. лк) (*кривая 3*); *3-я ордината* — температура воздуха (в °С) (*кривая 2*); *II* — интенсивность фотосинтеза (в CO_2 мг/г/час) у *Cladonia rangiferina*: *А* — световое поглощение CO_2, *а* — темновое поглощение CO_2; *III* — интенсивность фотосинтеза (в CO_2 мг/г/час) у *Cladonia alpestris*: *Б* — световое поглощение CO_2, *б* — темновое поглощение CO_2.

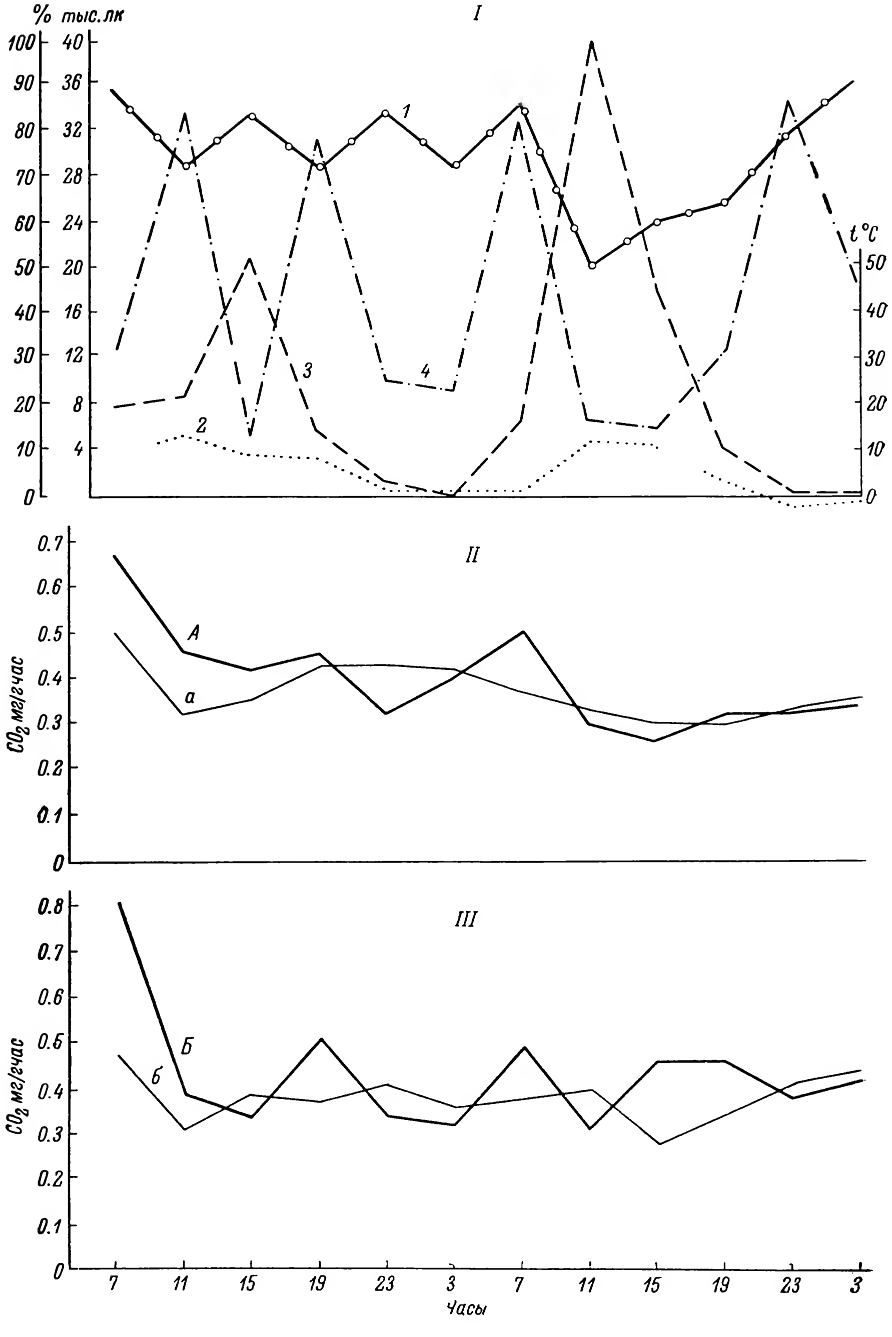


Рис. 3. Интенсивность фотосинтеза кормовых лишайников *Cladonia rangiferina* и *C. alpestris* 10—12 VIII 1964.

Условные обозначения те же, что на рис. 2.

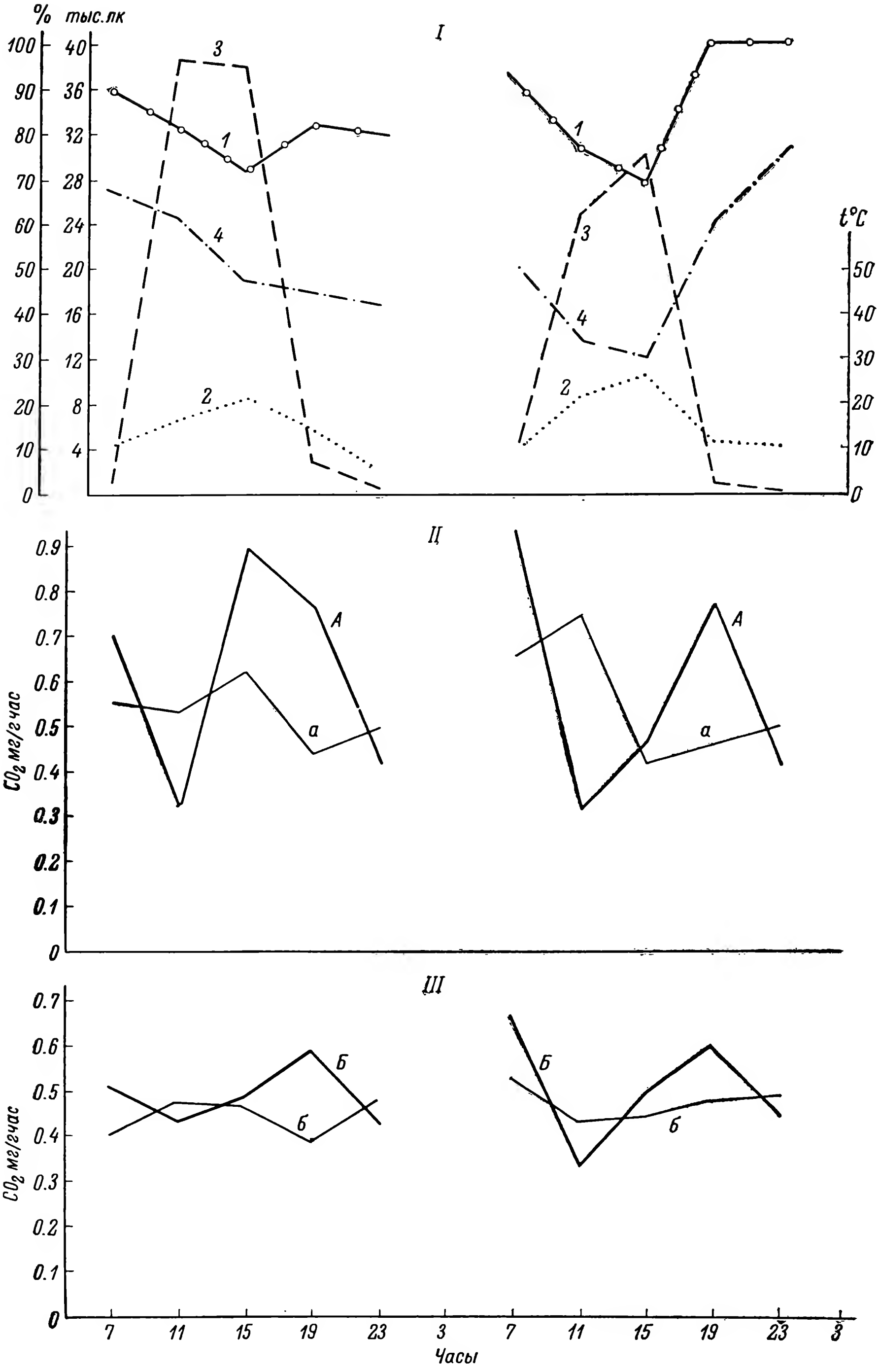


Рис. 4. Интенсивность фотосинтеза кормовых лишайников *Cladonia rangiferina* и *C. alpestris* 3—4 IX 1964.

Условные обозначения те же, что на рис. 2.

воздуха — 73, 99, 93%, освещенность — 6, 8, 35 тыс. лк. У кладонии альпийской условия, при которых наблюдался наиболее высокий уровень светового поглощения, были несколько иными только в июле, когда температура воздуха составляла 12°, влажность ягеля 22%, влажность воздуха 91%, освещенность 1.8 тыс. лк. Минимальное световое поглощение CO_2 у кладонии оленьей было при температуре воздуха в июле 22°, в августе 11°, в сентябре 16°. Соответственно по месяцам влажность ягеля составляла 18, 15, 61%, влажность воздуха 90, 60, 82%, освещенность 14, 17.5, 38.5 тыс. лк. Минимальное световое поглощение у кладонии альпийской наступило при повышении температуры воздуха в июле до 34°, в августе — до 12°, в сентябре — до 21°. Влажность ягеля и влажность воздуха соответственно по месяцам были равны 8, 17, 34% и 70, 50, 78%, освещенность — 7, 40, 25 тыс. лк.

Таким образом, рассмотренные данные о некоторых условиях внешней среды, при которых наблюдался максимальный и минимальный уровень фотосинтеза в течение суток, подтвердили выявленную многими исследователями зависимость интенсивности фотосинтеза у лишайников от температуры воздуха и влажности ягеля. При сравнительно невысоких температурах воздуха и увлажненности лишайников ускоряется процесс ассимиляции CO_2. При повышении температуры воздуха, подсыхании подециев интенсивность фотосинтеза снижается. Подсыхание лишайников в значительной степени связано с увеличением их освещенности.

Очень своеобразными оказались данные по величине темнового поглощения у лишайников. В наших опытах граница темнового поглощения находилась в пределах размаха колебаний светового поглощения. Исключение составляли данные крайних точек темнового поглощения у кладонии альпийской в августе. 13 августа в 15 час. величина темнового поглощения оказалась меньше уровня минимального светового поглощения CO_2 (рис. 3). Причина высокого темнового поглощения у рассмотренных лишайников нам не ясна. Можно предположить, что при высоких концентрациях углекислого газа усиливаются обратимые процессы обмена CO_2 в растениях, что ведет к обогащению их углекислотой независимо от процесса фотосинтеза (Ничипорович, 1955). Несомненно, что особенности поглощения CO_2 лишайниками связаны с их симбиотической природой. Вероятно, большое влияние на этот процесс оказывает грибной компонент симбиоза и обилие кислот в слоевище.

Для определения сезонных изменений фотосинтеза у кладонии оленьей в Норильске, в изотопной лаборатории НИИСХ Крайнего Севера мы провели 3 опыта: 21 V 1964, 17 VIII 1964 и 22 III 1965. В мае (период полярного дня) и в марте (период смены дня и ночи) образцы подециев были взяты из-под снега, фотосинтез определялся через 12 часов после внесения их в лабораторию. В августе (период сумеречных ночей) определения проводились сразу после доставки растений. В лаборатории поддерживалась температура воздуха 22°, освещенность в опыте составляла 1800 лк. Интенсивность фотосинтеза определяли при шести концентрациях CO_2: 0.05, 0.1, 0.3, 0.5, 1 и 2%. Данные опытов представлены на рис. 5. Из них видно, что у подециев по сезонам года наблюдались различия в интенсивности ассимиляции и соотношении темнового и светового поглощения. Меньший уровень светового поглощения CO_2 наблюдался у растений, взятых из-под снега, в марте. В этот же период темновое поглощение CO_2 превышало световое (темновое поглощение составляло 103% от светового). В мае у растений, взятых также из-под снега, уровень светового поглощения значительно повысился, темновое поглощение было равно 53% от светового. В августе, в бесснежный период, наблюдалось наибольшее световое поглощение, темновое составляло 42% от светового поглощения. А. С. Салазкин (1937) и Глинка (1941 г.) наблюдениями на Мурманской и Нарьян-Марской оленеводческих станциях установили, что прирост кормовых лишайников в бесснежный период составляет 80% годового прироста. Очевидно, оставшиеся 20% прироста падают на поздне-осенний и ранневесенний периоды под снегом. Прирост в позднеосенний период под снегом был доказан Салазкиным путем непосредственных измерений подециев. Подтверждением возможности прироста лишайников в ранневесенний период под снегом могут служить приведенные данные об ассимиляции кладонии оленьей в мае.

На рис. 5 нами также представлены результаты измерений радиоактивности кладонии оленьей и кладонии альпийской, произраставших в естественных условиях обитания. В литературе имеются многочисленные данные о повышенной радиоактивности лишайников за счет накопления ими тяжелых элементов урана, веществ из ряда урана — радия, антиурана, тория (Гродзинский, 1959; Субботина, Тимофеев-Ресовский, 1961; Поляков, Леонтьев, Мельников, 1962; Pruitt, 1962; Гродзинский и Голубкова, 1963; Шевчук и Демкiв, 1964, и др.). Учитывая это, мы должны были убедиться в том, что радиоактивность опытных растений превышала уровень их естественной радиоактивности. С этой целью на участке, где проводились определения фотосинтеза, в июле, августе и сентябре мы собрали образцы ягеля, отделили у них живую часть подециев, сушили ее при температуре 101° в течение пяти часов и просчитали. Результаты определений показали, что уровень радиоактивности исследуемого материала разных сроков сбора был одинаковым и превышал фон. Во всех наших исследованиях световое и темновое поглощение CO_2 лишайниками оказалось выше уровня естественной радиоактивности подециев. Это позволило сделать вывод о том, что при определении интенсивности фотосинтеза у лишайников методом Заленского можно использовать CO_2 той же удельной активности, которая рекомендована для высших растений. Однако из-за продолжительности просчета дисков целесообразнее, очевидно, в дальнейших работах повысить величину удельной активности CO_2.

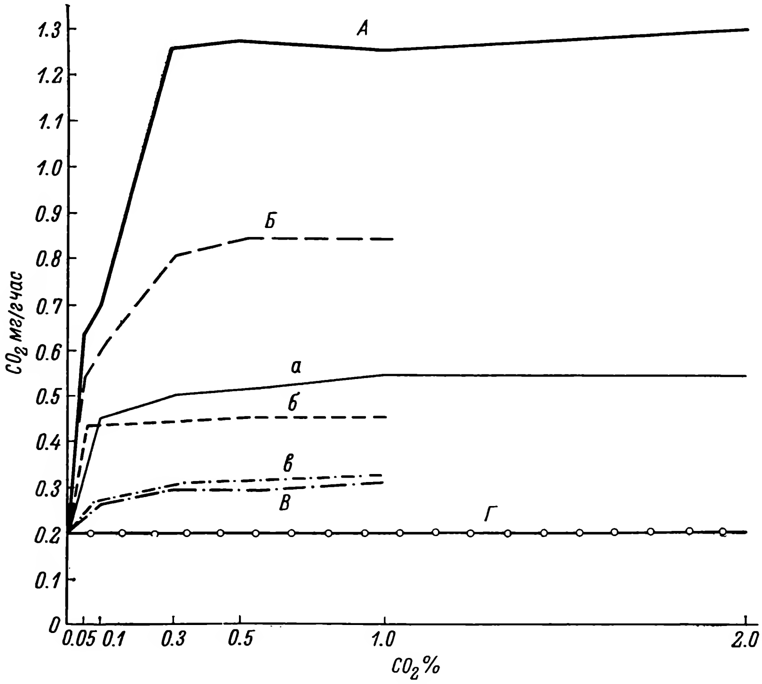


Рис. 5. Интенсивность светового и темнового поглощения CO_2 у *Cladonia rangiferina* в разные сезоны года при разном содержании углекислого газа. Уровень радиоактивности кладонии оленьей. Опыт 1964—1965 гг.

По оси абсцисс — концентрации CO_2; *по оси ординат* — интенсивность светового поглощения CO_2; *А* — 17 VIII 1964; *Б* — 21 V 1964; *В* — 22 III 1965. Интенсивность темнового поглощения CO_2: *а* — 17 VIII 1964; *б* — 21 V 1964; *в* — 22 III 1965; *Г* — уровень радиоактивности лишайника

Проведенные нами эксперименты являются лишь первыми шагами в области изучения особенностей фотосинтеза у кормовых лишайников в естественных условиях Заполярья. В дальнейшем необходимо продолжить исследования, наиболее детально изучить особенности фотосинтеза лишайников в разные сезоны года, вскрыть причины высокого уровня темнового поглощения CO_2.

ЛИТЕРАТУРА

Гродзинский Д. М. (1959). О естественной радиоактивности мхов и лишайников. Укр. бот. журн., 16, 2 : 30—38. — Гродзинский Д. М., М. Г. Голубкова. (1963). Методы определения урана в почвах и растениях. В сб.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. — Заленский О. В., О. А. Семихатова, В. Л. Вознесенский. (1955). Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. — Игумнова З. С., В. Ф. Шамурин. (1965). Водный режим лишайников и мхов в тундровых сообществах. Бот. журн., 4 : 702—709. — Мокроносов А. Т. (1966). Некоторые вопросы методики применения углерода-14 для изучения фотосинтеза и постфотосинтетических процессов углеродного питания. Зап. Свердл. отд. ВБО, 4. — Мокроносов А. Т. и М. Г. Нифонтова. (1968). Продукты фотосинтеза лишайников в суточном цикле. Бот. журн., 10. — Нифонтова М. Г. (1968). Фотосинтез лишайников (эколого-физиологические и биохимические аспекты). Автореферат диссерт. на соиск. учен. степ. канд. биолог. наук. — Ничипорович А. А. (1955). О методах учета и изучения фотосинтеза как фактора урожайности. Тр. Инст. физиолог. раст. им. К. А. Тимирязева, X : 210—249. — Поляков Ю. А., А. М. Леонтьев и Л. К. Мельников. (1962). К вопросу о выпадении Sr^{90} в средних широтах. Почвоведение, 11. — Салазкин А. С. (1937). Быстрота роста кормовых лишайников. Сов. оленевод., 11. — Субботина Е. Н., Тимофеев-Ресовский. (1961). О коэффициентах накопления некоторых рассеянных элементов из водных растворов накипным лишайником. Бот. журн., 2 : 212—221. — Шевчук А. Г., Д. Г. Демків. (1964). Про природну радіоактивність мохів та лишайників Чорногори. — Bliss L. C., E. B. Hadley. (1964). Photosynthesis and respiration of alpina lichens. Am. Journ. of botany, 51, 8 : 870—875. — Grutt W. O. (1962). A new caribou Problem «The Beaver». Winter, 1962. — Lange O. L. (1962). Die Photosyntese der Flechten bei tiefen Temperaturen und nach Frostperioden. Ber. Dtsch. bot. Ges., 75, 9 : 351—352. — Lange O. L. (1965). Der CO_2-gaswechsel von Flechten bei tiefen Temperaturen. Planta, 64, 1 : 1—19. — Lange O. L. u. H. Metzner. (1965). Lichtabhängiper Kohlenstoff inbau in Flechten bei tiefen Temperaturen. Naturwissenschaften, 52, 8 : 191. — Quispel. (1959). Lichens in Encyclopedia of Plant. Physiology, II : 577—604. — Smith D. C. (1962). The biology of lichen thalli. Biol. Revs. Cambridge Philos. Soc., 37, 4 : 537—570.

Научно-исследовательский институт
сельского хозяйства Крайнего Севера,
Норильск.

(Получено 27 VI 1966).

УДК 581.526.33/.35 (282.247.33.) (282.247.412)

К. Ф. Хмелев

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ СФАГНОВЫХ БОЛОТ БАССЕЙНА р. МАТЫРЫ

(средняя часть Окско-Донской низменности)

С 1 рисунком

K. F. KHMELIOV. THE VEGETATION OF THE *SPHAGNUM* BOGS OF THE RIVER MATYRA BASIN (CENTRAL PART OF THE OKA-DON PLAIN)

Изучение водораздельных сфагновых болот лесостепи представляе- значительный интерес, так как они недостаточно исследованы с флористической, фитоценологической и стратиграфической точек зрения (Лавренко, 1936).

Болота бассейна р. Матыры до последнего времени почти не были известны науке; за исключением болот «Пучиное»» и «Никольское», они не описаны в книге Я. Н. Сироткина (1941) «Торфяной фонд РСФСР». Первые сведения об этих болотах и характеристику двенадцати из них мы находим в статьях Н. С. Камышева (1964, 1967). Краткая характеристика одного болота дана С. В. Голицыным (1966).

В предлагаемой статье приводятся результаты фитоценологических исследований всех описанных нами в 1964—1966 гг. сфагновых болот бассейна р. Матыры.

Бассейн р. Матыры представляет часть Русской равнины, общая равнинность которой прерывается на западе рекой Воронеж и на востоке рекой Битюг. Расчлененность территории речными долинами и овражно-балочной сетью небольшая, протяженность которых составляет лишь 0.2—0.4 км на 1 км^2. Балочная сеть неглубокая. Местами залегания водораздельных болот служат замкнутые блюдцеобразные впадины или котловины. Происхождение этих котловин в основном суффозионное (Пьявченко, 1958). Прилегающие склоны невысокие и сравнительно пологие, водосборная площадь незначительная.

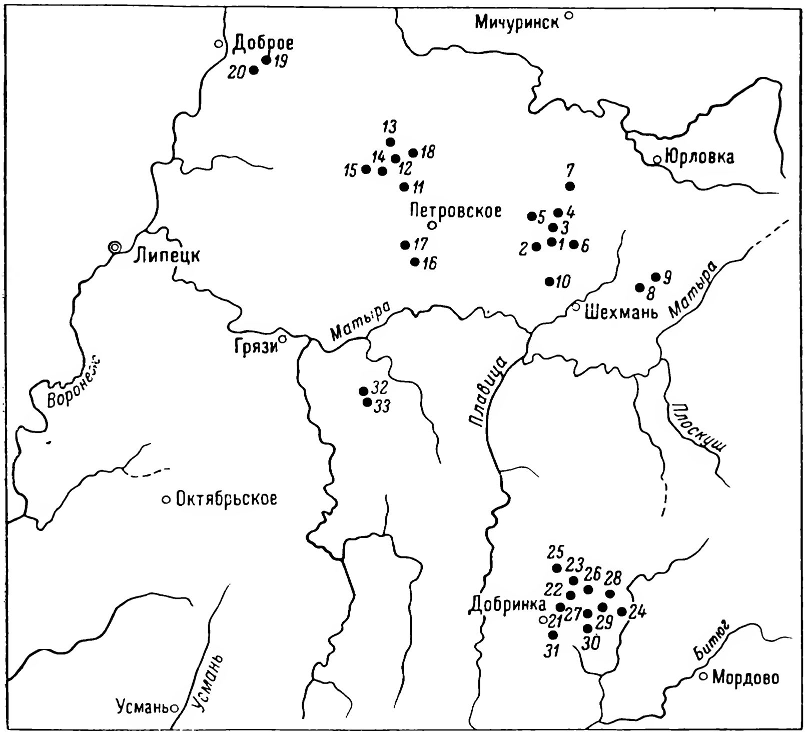


Схема распространения сфагновых болот в бассейне р. Матыры.

Болота: *1* — Крутенькое; *2* — Оскошное; *3* — Моховое; *4* — Дубовое; *5* — Тараруево; *6* — Попово; *7* — Барок; *8* — Загрядское; *9* — Безымянное; *10* — Чистое; *11* — Дорожное; *12* — Лисицыно; *13* — Мосятино; *14* — Карасёво; *15* — Караблино; *16* — Еропкино; *17* — Крылатое; *18* — Хлузовка; *19* — Сосновка; *20* — Карасёвка; *21* — Половинное; *22* — Спорное; *23* — Чистое; *24* — Наливкино; *25* — Требуха; *26* — Разрезное; *27* — Попово; *28* — Чепуково; *29* — Пучиное; *30* — Никольское; *31* — Дорожное; *32* — Торфяное; *33* — Моховое.

В бассейне преобладают почвы черноземного типа, в том числе мощный чернозем. На северных участках обычен выщелоченный чернозем (Ахтырцев, 1960).

Региональным ботаническим расчленением изучаемой территории в целом занимались неоднократно различные исследователи: Б. М. Козо-Полянский (1934). Е. М. Лавренко (1950), М. И. Нейштадт (1957), Н. С. Камышев (1964). Так, по Козо-Полянскому (1934), бассейн р. Матыры относится к провинции восточной лесостепи, которая «характеризуется наличием осиновых кустов и солонцов». Камышев (1964) данную территорию включает в Мичуринский район Липецкого округа, который «характеризуется господством на водоразделах и на других элементах рельефа снытевых и осоковых дубрав, березово-дубово-осиновых кустов в сочетании с осоковыми болотами в западинах, полевичными, красноовсяничными и тонконоговыми суходольными лугами».

Нами было описано вновь 21 сфагновое болото, а изучено всего 33. 20 из них размещаются на территории, расположенной к северу от р. Матыры, а остальные 13 — к югу (см. рисунок).

Местность, где расположены болота, в основном представляет равнину, слегка всхолмленную. Лугово-черноземные почвы, которые окружают сфагновые болота, имеют хорошо развитый гумусовый горизонт ($A=41$ см, $A+B_1=71$ см) серовато-черной окраски. Структура его комковато-зернистая, хорошо выражена (Ахтырцев, 1960).

Максимальная глубина болот равна 4—6 м. Прозрачность воды озер по диску Секке равна 35—50 см.

При анализе образцов торфа, взятых из болот разных типов, выяснилось, что содержание азота и зольных элементов здесь несколько выше, чем в болотах северных областей (см. табл. 1). Содержание минеральных солей больше в низинных болотах (табл. 1), а также на периферии сфагновых болот.

ТАБЛИЦА 1

Содержание азота и зольных веществ в верхнем слое (10—25 см) сплавины[1]

№ образца	Название болота и место взятия образцов	Степень разложения (%)	pH водный	Зольность	N	K_2O	CaO	P_2O_5	Fe_2O_3; Al_2O_3
				в % на абсолютно сухое вещество					
1	Низинное болото Новое. асс. осоково-гипновая, торф осоковый	35	6.8	7.15	2.52	0.02	1.85	0 25	2.23
2	Переходное болото Безымянное, асс. березово-осоково-сфагновая, торф осоково-сфагновый	30	4.9	4.35	1.90	0.05	1.09	1.01	0.81
3	Верховое болото Сосновка, асс. подбелово-сфагновая, торф сфагновый	15	4.7	3.35	0.79	0.01	0.71	0.02	0.41

При установлении растительных группировок и систематизации их мы применяем принципы, предложенные Н. С. Камышевым (1963, 1966).

Выявленные на болотах растительные комбинации (группы ассоциаций) сведены в систему, представленную в табл. 2.

Вначале дадим общую характеристику сфагновой формации, а затем и входящих в нее комбинаций. Площади сфагновой формации варьируют от 0.5 га (болото Чистое) до 12 га (болото Карасёвка). Эдификаторами формации являются виды *Sphagnum*. Она включает семь комбинаций (групп ассоциаций) с мхами-эдификаторами — *Sphagnum fuscum*, *S. magellanicum*, *S. centrale*, *S. apiculatum*, *S. squarrosum*, *S. teres* и *S. subsecundum*. Общее проективное покрытие эдификатора часто достигает 100%. Кроме них, иногда значительную роль играют доминанты *Sphagnum warnstorfianum* и *S. balticum*. Остальные мхи имеют второстепенное значение и рассеяны диффузно или группками среди основного ковра.

Первый ярус образован березой (*Betula pubescens*), иногда сосной (*Pinus silvestris*), которые растут небольшими группами и в одиночку. Расстояния между группами и отдельными деревцами составляют от 2—3 до 5—6 м. Степень сомкнутости крон в группах 0.2—0.4. Максимальная высота древостоя, в зависимости от условий, колеблется от 2 до 4—5 м; диаметр стволов на уровне мохового покрова — от 3—5 до 8—12 см.

---

[1] Определение содержания азота и зольных веществ проводилось по методам, описанным П. Д. Варлыгиным и Е. М. Брадис (1939).

ТАБЛИЦА 2

Состав и обилие видов в группах ассоциаций сфагновых болот бассейна р. Матыры

	Группы ассоциаций (комбинации)						
	Sphagnum fuscum	*S. magellanicum*	*S. centrale*	*S. apiculatum*	*S. squarrosum*	*S. teres*	*S. subsecundum*
I. Деревья							
Betula pendula .		sol.	sol.				
B. pubescens	sol.	cop.$_3$	cop.$_3$, sp.				cop.$_3$, sp.
Pinus silvestris .	sol., sp.		sol.				
Populus tremula .			sol.		sol.		sol.
II. Кустарники							
Frangula alnus .						sol.	
Salix cinerea .			sp.	sol., sp.	sol.	sol.	
S. lapponum .		sol.	sol., sp.	sol.			
S. myrtilloides .	sp., sol.	sol.					
S. rosmarinifolia .		sol.	sol.	sol.	sol.	cop.$_3$, sp.	sol.
III. Кустарнички							
Andromeda polifolia	cop.$_2$, sp.						
Empetrum nigrum			un.				
Ledum palustre	sol.						
Oxycoccus microcarpus . .	sp.						
O. quadripetalus	sp., cop.$_2$	sp.	sp.	sol.			
IV. Травы							
1. Корневищные:							
Calamagrostis canescens					sol., sp.	sol.	cop.$_3$, sp.
Carex rostrata .				sp.	sol.	cop.$_3$	sol.
C. vesicaria . .			sol.	sol., sp.	sol.	sol.	
Cirsium palustre . . .					sol.		sol.
Comarum palustre .		sol.	sol. sp.	sol.	sol.	sol.	sol.
Eleocharis palustris . . .					sol.	sol.	sol.
Epipactis palustris			sol.	sol.		sol.	
Epilobium palustre				sp.	sol.	sol.	
Equisetum fluviatile . .		sol.		sp.	sp.	sol.	sol.
Eriophorum gracile . .			sol.	sol., sp.	sol.		sol.
E. polystachyum . .	sol.	sp., sol.	sp.	sol.		sol.	
Galium palustre .			sol.	sol.	sol., sp.	sol.	
Lycopus europaeus . . .				sol.	sol.	sol.	sol.
Lysimachia thyrsiflora .				sol.	sol.	sol.	
L. vulgaris			sol.		sol.	sol.	sol.
Menyanthes trifoliata . .		sol.	sol.	sol.	sol.	sol., sp.	sp.
Hammarbya paludosa .				sol.			sol.
Ranunculus lingua . . .					sol.		sol.
Phragmites communis .				sol.	sol., sp.	sp.	sol., sp.
Thelypteris palustris .				sol.	sp., cop$_3$	sol.	sol.

	Группы ассоциаций (комбинации)						
	Sphagnum fuscum	*S. magellanicum*	*S. centrale*	*S. apiculatum*	*S. squarrosum*	*S. teres*	*S. subsecundum*
Typha latifolia			sol.		sol.	sol.	sol.
Typhoides arundinacea					sol.		
Scutellaria galericulata					sol.		sol.
Scirpus lacustris					sol.		sol.
Solanum dulcamara					sol.	sol.	
Stellaria palustris					sol.	sol.	sol.
2. Кистекорневые:							
Caltha palustris							sol.
Drosera rotundifolia	sp.	sp.	sp., sol.	sol.			
Oenanthe aquatica					sol.		sol.
Pedicularis palustris		sol.	sol.	sol.		sol.	sol.
Scheuchzeria palustris	sol.	sp.	sp.	sol.			
3. Стержнекорневые:							
Lythrum salicaria				sol.	sol.		sol.
L. virgatum						sol.	
Peucedanum palustre	sol.	sol.		sol.		sol.	sol.
Symphytum officinale					sol.		sol.
4. Клубневые:							
Stachys palustris					sol.	sp.	sol.
5. Плотнодерновинные:							
Carex lasiocarpa		cop.$_3$, sp.	cop.$_3$, sp.	sp.	sol.	sp.	sol.
C. limosa		sol.	sol., sp.	cop.$_3$, sp.	sp.	sol.	sp.
C. omskiana					sol.		
Eriophorum vaginatum	sp.	sol.					
Molinia coerulea					sol.		sol.
6. Рыхлодерновинные:							
Carex pseudocyperus				sp.	sol.		sol.
C. vulpina						sol.	sol.
Poa palustris				sol.	sp.	sol.	sol.
Rhynchospora alba	sol.	sol.					
V. Мхи[1]							
1. Гипновые:							
Aulacomnium palustre	—	+	—	+	—	—	5
Calliergon giganteum	—	+	+	+	25—35	+	—
C. cordifolium	—	—	—	+	5	+	+
Calliergonella cuspidata	—	—	+	—	+	+	—
Campylium chrysophyllum	—	—	—	—	+	+	—
Drepanocladus exannulatus	—	—	—	+	—	+	—
D. aduncus	—	—	—	—		+	—
Pleurozium schreberi	—	+	5	+	+	10	—
Polytrichum commune	—	+	+	10	+	—	+
P. strictum	—	10	+	10	—	+	—
P. juniperinum	—	—	+	+	—	+	—
Rhytidiadelphus truquetrus	—	—	—	—	+	—	—

---

[1] Для мхов приведено покрытие (в %), + — наличие, — — отсутствие мха.

ТАБЛИЦА 2 (*продолжение*)

	Группы ассоциаций (комбинации)						
	Sphagnum fuscum	*S. magellanicum*	*S. centrale*	*S. apiculatum*	*S. squarrosum*	*S. teres*	*S. subsecundum*
2. Сфагновые:							
Sphagnum angustifolium	+	20—25	5	+	+	—	—
S. apiculatum	—	+	+	40—45	—	—	5
S. balticum	+	20	+	+	—	—	—
S. centrale	55	10	30—40	+	+	+	+
S. fimbriatum	—	+	—	—	+	+	+
S. fuscum	40—45	+	—	—	—	—	—
S. magellanicum	+	30—35	—	+	—	—	—
S. obtusum	—	5	30	+	+	+	+
S. robustum	—	+	+	—	+	+	+
S. teres	—	—	+	20	10	60	10
S. squarrosum	—	—	+	+	40	10	
S. subsecundum	—	+	+	20	10	20	80
S. warnstorfianum	+	+	25	—	—	—	—
Общее покрытие (%)	100	100	100	100	100	100	100
Грибы							
Collibia palustris			sol.		sol.	sol.	
Hydrophorus miniatus				sol.			sol.

Примечание. Названия цветковых растений даны по П. Ф. Маевскому (1964), названия мхов — по А. Л. Абрамовой, Л. И. Савич-Любицкой и З. Н. Смирновой (1961).

Из кустарников отметим *Salix lapponum*, *S. cinerea*, *Frangula alnus* и др. Компонентами первого подъяруса травяного покрова являются *Typha latifolia*, *Equisetum fluviatile*, *Eriophorum polystachyum*. Высота этого подъяруса, в зависимости от входящих в него видов и условий обитания, колеблется в пределах 70—90 или 120—160 см. Общее проективное покрытие его достигает 15%.

Во втором подъярусе наибольшая фитоценотическая роль принадлежит *Carex lasiocarpa*, которая имеет высоту 40—55 см и покрытие от 20 до 40%. Меньшую роль играют *Carex limosa*, *C. rostrata* и *C. vesicaria*. В этом же подъярусе встречаются кустарнички *Andromeda polifolia* и др. Кроме кустарничков, во второй подъярус входят *Menyanthes trifoliata*, *Comarum palustre*, *Epilobium palustre* с общим проективным покрытием 30—40%. Моховой покров характеризуется вышеуказанными видами сфагнума.

Для сфагновой формации характерен ярко выраженный микрорельеф, который обусловливает различия в условиях увлажнения и питания на повышенных и пониженных местах.

Описываемая формация включает семь комбинаций, характеристику которых мы даем ниже.

1. **Комбинация Sphagnum fuscum** встречается на повышениях микрорельефа в центральных частях болот Сосновка и Карасёвка, pH среды равен 4.7. Видовая насыщенность, или видовое обилие (Камышев, 1939), варьирует от 7 до 10. В травяно-кустарничковом ярусе обильны *Andromeda polifolia* (25—35 см высоты) и *Oxycoccus quadripetalus*. Подбел образует небольшие группы или растет рассеянно. В моховом покрове, кроме *Sphagnum fuscum*, имеется примесь других мхов.

2. **Комбинация Sphagnum magellanicum** характерна для повышенных местообитаний, встречается на болотах Спорное, Безымянное и Крылатое в центральной или иногда в краевой части. pH среды равен 4.9- Видовое обилие колеблется от 9 до 16. На таких участках уровень воды летом под

повышениями микрорельефа находится на глубине 30—40 см, на ровных пространствах — на глубине 15—20 см.

Первый ярус представлен березой с очень незначительной, примесью осины. Размещены березы более или менее равномерно, иногда группами, высота их от 2 до 4 м и диаметр 5—7 см у поверхности мохового покрова. Проективное покрытие варьирует от 20 до 25%.

Основным компонентом травяного яруса является *Carex lasiocarpa* высотой 40—50 см. Общее проективное покрытие травостоя достигает 30%.

В моховом покрове господствуют *Sphagnum magellanicum*, реже *S. angustifolium*, *S. balticum* и *Polytrichum strictum*. Остальные виды мхов составляют небольшую примесь в виде вкраплений или куртинок.

3. **Комбинация Sphagnum centrale** характерна для центральных частей болот. Встречается на повышениях микрорельефа в болотах Загрядское, Дубовое, Еропкино, имеющих довольно глубокую залежь сфагнового торфа; pH среды — 5.3. Видовое обилие колеблется от 9 до 14 (16).

Первый ярус образует *Betula pubescens*. Сомкнутость крон берез 0.3. Разные виды *Salix* имеют проективное покрытие от 20 до 22%, высоту от 1.5 до 2 м.

В травяном ярусе господствует *Carex lasiocarpa* с проективным покрытием до 23%.

Для яруса мхов характерны *Sphagnum centrale*, *S. warnstorfianum*, иногда присутствует *Polytrichum commune*. Мхи образуют различной величины подушки.

4. **Комбинация Sphagnum apiculatum** характерна для пониженных местообитаний в краевых частях болот, среда слабокислая (pH=5.9). Встречается почти на всех болотах. Видовое обилие варьирует от 16 до 18.

В травяном ярусе господствует *Carex limosa*, реже *C. rostrata*. Из других трав, входящих в этот ярус, отметим *Thelypteris palustris*, *Typha latifolia*, *Peucedanum palustre*. Проективное покрытие составляет 30%. Пятна более или менее плотно сомкнутых цветковых растений чередуются с пятнами мохового покрова.

В сплошном или почти сплошном моховом покрове господствует *Sphagnum apiculatum*. Значительную примесь (40%) составляют *S. teres* и *S. subsecundum*. Кроме этих видов, часто (но с небольшим покрытием) встречаются *Sphagnum squarrosum* и *Aulacomnium palustre*.

5. **Комбинация Sphagnum squarrosum** встречается в понижениях микрорельефа, главным образом на молодых болотах (Наливкино, Требуха), где сравнительно недавно образовалась сплавина. Любопытно, что *S. squarrosum* является первым из сфагновых мхов поселенцем на сплавинах наших болот.

pH среды равно 6.8. Видовое обилие колеблется от 15 до 18.

Травяной покров этой комбинации характеризуется богатым видовым составом. Основными его компонентами являются *Thelypteris palustris* (40%) и *Phragmites communis* (38%), довольно большое покрытие имеют *Carex lasiocarpa* (15%) и другие представители гидрофильного разнотравья. Крупные и мелкие кустарники не имеют большого покрытия, распределены неравномерно, небольшими группами и довольно сильно маскируются хорошо развитым травостоем.

В моховом покрове господствует *Sphagnum squarrosum*. Значительную примесь составляют *Calliergon giganteum* и *Calliergonella cuspidata*.

6. **Комбинация Sphagnum teres** встречается на большинстве болот, занимая полосу между их центром и краевой частью. pH равно 6.6. Видовое обилие колеблется от 13 до 16. Сообщества этой комбинации встречаются на ровных сфагновых участках, реже в понижениях микрорельефа.

Ярус кустарников образован *Salix rosmarinifolia* (21%), иногда *S. cinerea* высотой до 1.5 м. Размещение их более или менее равномерное.

Основным компонентом травяного яруса является *Carex rostrata* (23%), реже *C. limosa* (15%). Общее проективное покрытие травостоя варьирует от 25 до 40%.

Среди мхов господствует *Sphagnum teres* (60%), в меньшем количестве представлены *S. subsecundum* и *S. squarrosum*.

Остальные виды мхов составляют очень незначительную примесь и распространены в виде вкраплений.

7. Комбинация Sphagnum subsecundum встречается на ровных пространствах в краевой части болота Наливкино. Среда почти нейтральная, pH равно 6.9. Видовое обилие варьирует от 15 до 18.

В древесном ярусе господствует береза (28—30%), иногда в большей или меньшей степени представлена осина. Сомкнутость крон 0.4. Высота древостоя и другие таксационные показатели несколько колеблются в зависимости от характера водного режима. В случае сильной обводненности и энергичного нарастания сфагнума угнетение древесного яруса проявляется резко, причем показателем его служит усыхание вершин деревьев.

В травяном покрове господствует *Calamagrostis canescens* (28%).

Моховой ярус слагается несколькими видами сфагновых мхов: *Sphagnum subsecundum* (80%), *S. teres* (10%) и *S. apiculatum* (5%).

Описанные сфагновые болота интересны не только во флористическом и фитоценологическом, но также в стратиграфическом и генетическом отношениях. Своеобразие их отчасти выявлено в статье Камышева (1967). Стратиграфии и спорово-пыльцевому анализу этих болот будет посвящена специальная статья.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова А. Л., Л. И. Савич-Любицкая, З. Н. Смирнова. (1961). Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. — Ахтырцев Б. П. (1960). К характеристике лугово-черноземных почв юга Окско-Донской низменности. Научн. доклады высш. школы, 1. — Варлыгин П. Д., Е. М. Брадис. (1939). Приближенное определение в торфах азота, фосфора, кальция и железа по данным ботанического состава и зольности. В кн.: Методы исследования торфяных болот. — Голицын С. В. (1966). Сфагновые болота на степных водоразделах Окско-Донской низменности. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 71,1. — Камышев Н. С. (1939). Взаимоотношения полезащитных лесных полос с окружающими полями. Тр. Воронежск. гос. унив., X, 5. — Камышев Н. С. (1963). Опыт систематизации фитоценозов Центрального Черноземья. Изв. Воронежск. отд. ВБО: 35—41. — Камышев Н. С. (1964). Опыт нового ботанико-географического районирования Центрального Черноземья. Бот. журн., 8. — Камышев Н. С. (1966). Принципы установления, наименования и выделения растительных ассоциаций. Бот. журн., 10. — Камышев Н. С. (1967). Водораздельные сфагновые болота Окско-Донской низменности. Бюлл. МОИП, отд. биолог., 72, 2. — Козо-Полянский Б. М. (1934). К вопросу о ботаническом районировании ЦЧО. Соц. строительство ЦЧО, 3—4. — Лавренко Е. М. (1936). О генезисе сфагновых болот в пределах степной зоны в бассейнах рр. Буга, Днепра и Дона. Сов. бот., 3. — Лавренко Е. М. (1950). Основные черты ботанико-географического разделения СССР и сопредельных стран. В сб.: Проблемы ботаники, 1. — Маевский П. Ф. (1964). Флора средней полосы европейской части СССР. — Нейштадт М. И. (1957). История лесов и палеогеография СССР в голоцене. — Пьявченко Н. И. (1949). Торфяной фонд РСФСР (Тамбовская область). — Пьявченко Н. И. (1958). Торфяники русской лесостепи. — Сироткин Я. Н. (1941). Торфяной фонд РСФСР (торфяные болота Воронежской области).

Воронежский
государственный университет.

(Получено 20 VII 1967).

SUMMARY

The article comprises: (a) a general characterization of the river Matyra (a left tributary of the river Voronezh) basin, where sphagnum bogs were found; (b) the data on the content of nitrogen and ash substances in bogs of different types. A system of the plant communities of the sphagnum bogs is proposed, their floristic and phytocoenotic characterization is given. The article is supplemented with a schematic map.

УДК 577.6 : 581.331.2 : 582.579.2+582.572.2+582.73

Г. И. Родионенко и Э. А. Бурова

ЯВЛЕНИЕ ВРЕМЕННОЙ ПОТЕРИ ПЫЛЬЦОЙ СВОЕЙ АКТИВНОСТИ

G. I. RODIONENKO AND E. A. BUROVA. THE PHENOMENON OF THE TEMPORARY LOSS OF ACTIVITY BY THE POLLEN

Занимаясь, как и в предыдущие годы, изучением пыльцы различных видов, форм и сортов ириса, мы весной 1968 г. столкнулись с явлением, ранее нами не наблюдавшимся. Суть его в том, что образцы пыльцы рано цветущего ириса низкого *I. pumila* L., взятые 22 мая из нормально развитых, вскрывшихся пыльников и поставленные в оптимальные условия для прорастания, в течение суток никаких видимых признаков жизни ни в одном из пяти температурных вариантов опыта не проявили. Тогда опыт был расширен. Помимо ириса низкого, 23 мая была высеяна пыльца интродуцированных в Ленинград: рябчика Эдуарда *Fritillaria eduardii* Rgl., тюльпана Фостера *Tulia fosteriana* Irving, мышиного гиацинта *Muscari racemosum* (L.) Mill. и пыльца холодостойкого представителя местной флоры — черемухи обыкновенной *Padus racemosa* (Lam.) Gilib.

Посев пыльцы каждого вида производился в четырех повторностях, подсчет проросших пыльцевых зерен в четырех полях зрения велся через 1, 3, 5, 24 часа после нанесения пыльцы на поверхность капли застывающего раствора агар-агара (2% агара, 15% сахарозы). В качестве оптимальной среды для прорастания пыльцы ирисов и многих других видов однодольных этот раствор был апробирован одним из нас (Родионенко, 1956, 1961) еще в предыдущие годы. Предметные стекла с посевом заключались в чашки Петри, дно которых устилалось на 1/3 увлажненной фильтровальной бумагой. Чашки Петри с посевом пыльцы размещались в помещениях с температурой в 7, 14, 20, 26, 32°. Пыльца бралась из средней части вскрывшихся пыльников.

Пыльцевые зерна всех видов, за исключением черемухи, 23 мая в течение суток продолжали пребывать в полнейшем оцепенении. Ни одно пыльцевое зерно ни в одном из температурных вариантов опыта не проросло. Только пыльца черемухи проросла очень активно и незамедлительно во всех вариантах опыта, дав 85—95% проросших пыльцевых зерен.

Лишь следующий (третий) посев пыльцы ириса низкого, выполненный 24 мая (к сожалению, в этот опытный посев не была введена пыльца гиацинта, рябчика и тюльпана), показал иную картину. Пыльцевые зерна ириса, взятые с тех же растений, что и в предыдущие дни, выйдя из состояния пассивности, активно проросли на 80—95% во всех пяти вариантах опыта. В дальнейшем, в остальные дни мая и в июне, производя посевы пыльцы многочисленных видов и сортов ириса, мы более не сталкивались с явлением потери пыльцой своей активности.

Поскольку потеря пыльцой ее активности, по всей вероятности, была вызвана погодными условиями текущего года, мы обратились к их анализу. После сравнительно теплого и солнечного апреля, в период, когда у большинства видов раннецветущих растений уже закончилась фаза вызревания пыльников и заключенной в них пыльцы, наступил обильный пасмурными и холодными днями май. По данным местной метеорологической станции, первая и вторая декады мая характеризовались повышенным против среднегодовых количеством осадков. Среднесуточная температура большей частью оставалась в пределах 6.8° для первой декады мая; 7.8° — для второй, с явной тенденцией к понижению в конце декады. При этом 21 мая среднесуточная температура была равна 9.3°; 22 мая — 4.3; 23 мая — 3.7; 24 мая — 5.7; 25 мая — 6.7°. Очень часто в период первой и второй декады мая в ночное время температура воздуха на высоте метеобудки снижалась до 2.3° и даже до —0.1°, на поверхности почвы

24 мая наблюдался заморозок в —2°. В дни, предшествовавшие опыту, солнце было затянуто густым слоем облаков, непрерывно моросил дождь. За много дней впервые солнце пробилось сквозь завесу из тяжелых облаков только в утро 24 мая, и его по-весеннему теплые лучи в течение 1.5—2 часов, в период между 9 и 11 часами дня (образцы пыльцы брались ежедневно между 11—12 часами дня), падали на подопытные растения.

Только длительное, многодневное воздействие низких положительных температур, сочетающееся с предельной насыщенностью почвы и воздуха влагой, при полном отсутствии прямых лучей солнца могло на широте Ленинграда вызвать у растений, происходящих из южных районов, то состояние пыльцы, при котором она без каких-либо видимых внешних изменений впала в своеобразное оцепенение и перестала реагировать даже на оптимальные условия прорастания. Важным моментом в этой системе доказательств является иное поведение пыльцевых зерен черемухи. Цветение последней, как известно, очень часто совпадает с периодом весеннего возврата холодов. У фенологов даже существует укоренившийся термин «черемуховые холода». Этим и объясняется, что пыльца черемухи, не впадая в состояние оцепенения, продолжала нормально функционировать. Удивительную устойчивость к весеннему возврату холодов и даже какую-то степень холодолюбия проявляет, как показали опыты Л. П. Зубкус (1957), пыльца кандыка сибирского.

Если причину временной физиологической пассивности пыльцы следует, по-видимому, искать в длительном воздействии положительных низких температур, сочетающихся с высокой влажностью почвы и воздуха, то фактором, вызвавшим «пробуждение» впавших в депрессивное состояние пыльцевых зерен, несомненно была прямая солнечная инсоляция. Как уже упоминалось, пыльцевые зерна ириса низкого, взятые 24 мая с растений, получивших 1.5—2-часовое облучение прямым солнечным светом, полностью восстановили свойственную им высокую активность. Добавим, что, помимо пяти температурных вариантов опыта, пыльца, взятая с ириса низкого, облученного солнцем, активно проросла при этом даже в чашках Петри, оставленных на сутки в открытом грунте, где в ночное время температура падала до —2°.

Среди обширной литературы, посвященной влиянию самых различных факторов среды на жизнедеятельность пыльцевых зерен (исследователями не упущено даже влияние лунного света), нам известны лишь работы Зандстена (Sandsten, 1909), Севастьяно (Savastano, 1926), Верфта (Werfft, 1951), в которых делается попытка определить влияние на жизнедеятельность пыльцы прямого солнечного излучения. Выводы авторов противоречивы. Зандстен, наблюдавший за пыльцой томата, не извлекавшейся из пыльников, которые оставались при цветках, пришел к выводу о положительном влиянии прямой солнечной радиации на прорастание пыльцы. Верфт, бравший под наблюдение пыльцу многих видов травянистых и древесных растений и оперировавший с пыльцой, извлеченной из пыльников и подвергавшейся непосредственному воздействию лучей солнца в течение 8 часов, наблюдал отрицательную реакцию у пыльцевых зерен на их облучение лучами солнца. При этом особую чувствительность пыльца проявила к тем лучам солнца, в спектре которых содержался больший процент ультрафиолетовых лучей. В опытах Верфта у многих видов пыльца теряла способность к прорастанию на 80—90%. По-видимому, 8-часовая доза солнечного облучения была для микроспор высших растений непомерно высокой.

В процессе интродукции ботанику-интродуктору или селекционеру приходится сталкиваться с различными формами неполноценности пыльцы, вызванной несоответствием новых условий, в которых протекает вегетация интродуцентов, условиям, необходимым этим растениям для их нормального функционирования (стерильность, обусловленная генетическими причинами, занимает особое место в сфере рассматриваемых нарушений).

Довольно часто наблюдается полная или частичная редукция пыльников, различная степень деформированности зерен. При этом характер деформированности микроспор, на что обращала внимание Л. А. Куприянова (1965), у интродуцентов нередко аналогичен тому, который наблюдается у пыльцы гибридов. Часты случаи, когда неблагоприятные условия, не отразившись на морфологии пыльцы и пыльников, сказываются на степени физиологической активности пыльцевых зерен. Снижается количество прорастающих зерен, замедляется рост пыльцевых трубок.

Сообщая о новом типе депрессивного состояния пыльцы, о временном впадении ее в состояние безжизненности или торпидности (от латинского «torpidus» — оцепенелый, не реагирующий), мы хотели привлечь к этому вопросу внимание физиологов, так как физиологическая природа этого явления неясна. Если подмеченная нами связь между действием прямой солнечной радиации на растение (находящееся в фазе цветения) и «пробуждением» пыльцы от состояния торпидности соответствует действительному положению вещей, то возникает необходимость в экспериментальном уточнении той части спектра солнечного луча, которая наиболее активна в этом процессе, и выяснении возможности замены ее искусственной радиацией. В этом аспекте большой интерес представляют данные А. П. Дуброва (1968) о положительной реакции пыльцы на облучение ее ультрафиолетовыми лучами. Важно выяснить и то, способствует ли подобное состояние пыльцы, в которое она впадает, более длительному сохранению ею своих физиологических функций. Неясным остается также, как часто и у каких видов, в ответ на неблагоприятное воздействие погодных условий, пыльца бывает способна впадать в состояние временной депрессии. Можно только предполагать, что в большей мере этому явлению подвержены рано цветущие растения-интродуценты, завезенные в северные природные зоны из районов юга.

ЛИТЕРАТУРА

Дорощенко А. В. (1928). Физиология пыльцы. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц., 18, 5. — Дубров А. П. (1968). Генетические и физиологические эффекты действия ультрафиолетовой радиации на высшие растения. — Зубкус Л. П. (1957). О продолжительности жизни пыльцы кандыка сибирского. Изв. Восточного филиала АН СССР, 7. — Куприянова Л. А. (1965). Палинология сережкоцветных. — Родионенко Г. И. (1956). Пыльца ириса и некоторые закономерности ее эволюции. ДАН СССР, 110, 4. — Родионенко Г. И. (1961). Род ирис. — Sandsten E. P. (1909). Some conditions which influence the germination and fertility of pollen. Wis. Agr. Exp. Sta. Res. Bull., 4. — Savastano G. (1926). Über die Unergiebigkeit der Pistazie in Sizilien. Atti reale acc. naz. dei Lincei, rendic. Ser. 6, 6. — Werfft R. (1951). Über die Lebensdauer der Pollenkörner in der freien Atmosphäre. (Sonne- und Ultraviolettbestrahlung). Biolog. Lentrb., 70, 7, 8.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград
и
Центральный ботанический сад
Академии наук Белорусской ССР,
Минск.

(Получено 10 VIII 1968).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 58.002 : 001.5 : 581.524.44 : 681.177.2

Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu. Principes et transcription sur cartes perforèes. Red. L. Emberger. Par M. Godron, Ph. Daget, L. Emberger, G. Long, E. Le Floc'h, Ch. Sauvage J.-P. Wacquant. Éd. du Centre Nationale de le Recherche scientifique.

(**Код для методического описания растительности и среды.** Принципы и перенос на перфокарты. Ред. Л. Амберже. Авт.: М. Годрон, Ф. Дажэ, Л. Амберже, Ж. Лонг, Э. Ле-флок, Ж. Пуассоннэ, Ш. Соваж, Ж. П. Ваккан. Изд. Национального центра научных исследований. Париж, 1968. 241 страница, список литературы 165 названий)

A. A. NITZENKO (A REVIEW)

Рецензируемая книга по существу представляет развернутую методическую инструкцию для полевого описания растительности. Необходимость составления столь подробного руководства, как сказано в предисловии, вызвана настоятельной потребностью в унификации методов описания и обозначений, принятых для разных признаков и для различных степеней их выражения. В настоящее время вопрос стоит особенно остро, так как если до сих пор унификация была необходима, чтобы обеспечить возможность сравнения описаний и получения обобщающего материала для характеристики различных ассоциаций или районов, то теперь она становится особенно насущной в связи с повсеместным распространением новых методов обработки с использованием перфокарт. Применение машинной обработки последних еще усложняет задачу, так как при этом нельзя использовать перфокарты, составленные и закодированные разными способами. Отсюда и возникает нужда в стандартных кодах описаний, в которых определенные признаки учитывались бы в одной и той же последовательности и их градациям придавались определенные цифровые (балльные) значения, причем все это выражалось бы в единой системе терминологии и находило свои места в заранее предназначенных колонках и рядах перфокарт.

Впрочем, во всей работе неоднократно подчеркивается, что все это отнюдь не означает полной стандартизации. Напротив. весьма желательно и даже необходимо, чтобы исследователь подходил к процессу описания творчески, а не ограничивался предлагаемыми кодами как неким стандартом-минимумом, сверх которого ничего уже не нужно. Данную программу исследований надо рассматривать как своего рода «скелет» описания, к которому могут быть добавлены любые данные и соображения. При этом особенно рекомендуется учитывать, что особенности растительного покрова и местообитания настолько разнообразны, что никакой самый подробный заранее составленный реестр не может охватить всех оттенков, доступных наблюдению исследователя, и предусмотреть любые моменты, заслуживающие упоминания.

Для советских геоботаников книга представляет большой интерес, поскольку изложенный материал позволяет составить полное представление о том, как проводят описание растительности современные зарубежные исследователи, на какие черты и особенности они обращают большее или меньшее внимание и какие способы применяют для их количественного выражения и обозначения.

Работа состоит из 7 глав неравного объема, составленных разными авторами. Глава 1-я «Описание экологических особенностей растительности» («Le relevé d'inventaire écologique de la végétation») написана М. Годроном, занимает 9 страниц и носит вводный характер (не следует забывать, что термин «экологический» за границей понимается шире, чем у нас; собственно, никакой экологии в узком смысле в этой главе нет, и название надо понимать просто как «Геоботаническое описание»). Глава 2-я «Идентификация описания и региональные и климатические особенности» («L'identification du relevé et les caractères régionaux et climatiques») написана тем же автором и занимает 7 страниц. Главы 3-я и 4-я являются основными для описания растительного покрова, а главы 5-я и 6-я — для описания условий среды. Глава 3-я составлена Ф. Дажэ, М. Годроном, Ж. Лонгом и Ж. Пуассоннэ и носит название «L'occupation de la station», что не поддается буквальному переводу и может быть передано как «То, что заполняет пробную площадь». Эта глава занимает 34 страницы. Глава 4-я «Фитосоциологический анализ растительности» («L'analyse phytosociologique de la végétation») написана Л. Амберже (это единственная глава, в которой он лично принимает участие), М. Годроном, Э. Ле-Флоком и Ш. Соважем и содержит 29 страниц. Глава 5-я «Внешние особенности субстрата растительности» («Les caractères externes du substrat de la végétation») написана Ф. Дажэ и занимает 36 страниц. Глава 6-я «Изучение почвы» («L'étude édaphique») принадлежит Ж. И. Ваккану и составляет почти половину всей книги — 103 страницы. Небольшая заключительная глава, занимающая всего 12 страниц, написана М. Годроном и носит название «Перевод на перфокарты» («La transcription sur cartes perforées»).

Общий метод описания, предлагаемый авторами, сводится к составлению очень обширного формуляра (бланка), образец которого занимает в книге 7 страниц, заполненных сплошь в 2 и более ряда очень мелким шрифтом (при большом формате книги). Прилагается и образец рекогносцировочного описания, формуляр которого несколько сокращен и занимает только 4 страницы. Каждая характеристика, относящаяся к растительности или условиям местообитания, знимает свое определенное место и имеет колонку стандартных градаций, пронумерованных в соответствии с кодом перфокарт. Так, например, для графы «влияние человека на растительность» дается следующая колонка: 1) ненарушенная растительность, 2) слабое влияние человека, 3) довольно слабое влияние, 4) среднее влияние, 5) довольно сильное влияние, 6) сильное влияние, 7) растительность уничтожена. Исследователь либо подчеркивает нужный номер, либо вписывает его в соответственную графу, руководствуясь приложенными перечнями-кодами (слишком длинные коды не приведены в формуляре, а оставлена лишь одна графа для данного признака). Впоследствии на перфокартах этот же номер получает свое место в колонке, отведенной для каждого признака. Число градаций большей частью равно 10, в соответствии с числом арабских цифр (включая нуль), но есть признаки, имеющие не более 3—4 баллов, а с другой стороны, такие показатели, как например тип почвы, господствующая биоморфа, — имеют до 120—150 названий и занимают на перфокартах 3 соседних колонки (трехзначная цифра).

Специальный интерес представляет вводная глава; она дает представление о некоторых общих положениях, которыми руководствуются в своих исследованиях французские геоботаники. Как две основные методические проблемы рассматриваются вопросы о характере наблюдений и о площади участка. Наблюдения делятся на грубые (brutes) и разработанные (élaborées). К первым относятся данные, которые можно получить прямо, без интерпретации, как высота растений, числовое обилие, цвет почвы и т. п. Вторые включают элементы рассуждения исследователя, проистекающие из сравнения с другими известными ему объектами, из обращения к литературным и картографическим источникам и т. д.; к ним относятся, например, тип почвы, геологический возраст отложений, характеристика климата и др. В сущности терминология здесь не вполне подходит, так как и данные второго рода могут носить грубый (в смысле общий, приблизительный) характер; «грубые» наблюдения скорее следовало бы назвать первичными.

Далее констатируется, что результаты личного наблюдения меняются в зависимости от охваченного пространства. Наименьшим участком является стация (station), приблизительно соответствующая нашей пробной площади. Она определяется как поверхность, имеющая гомогенные экологические условия и характеризующаяся однотипной (uniforme) растительностью, и не имеет стандартного размера. Но так как полной гомогенности в природе нет, то должна быть определена та ее степень, которая необходима, чтобы описание не захватывало разнородные явления. Определение дается следующее: стацию можно считать гомогенной, когда каждый вид может найти для себя эквивалентные условия от одного ее края до другого, но не обязательно в каждой точке стации. Вообще же гетерогенность неизбежна, и ее надо учитывать, изучая и описывая раздельно различные элементы (например, кочки и межкочья на болоте, подкронные группировки вокруг отдельных деревьев на лугу, и т. п.). При этом необходимо различать гетерогенность экзогенную, связанную с первичными различиями среды, и эндогенную, вызванную самой растительностью (здесь дается ссылка на Сукачева). Иногда гетерогенность не достигает такой степени, чтобы можно было различить отдельные элементы, а выражается просто в неравномерном распределении видов; это тоже надо отражать в описании. При описании элементов необходимо указывать их соотношение, характер размещения, конфигурацию, а также проанализировать, хотя бы предположительно, причины возникновения гетерогенности.

Вторая глава, самая короткая в книге, посвящена общим (начальным) графам бланка, таким как дата, фамилия автора, географическое положение и т. п. Здесь же указывается «номер растительной серии» по списку «Службы карты растительности». Этот список приведен в книге и включает 67 категорий. Он содержит такие единицы, как, например, серия альпийская известковая, серия альпийская кремнистая, гаррига с *Myrtus communis*, формация *Pinus corsicana* и т. п. Из списка видно, что входящие в него «серии» таксономически неравноценны и представляют частью формации вместе с примыкающими к ним производными (это относится преимущественно к лесным сериям), частью группы формаций и ассоциаций, объединенных общностью мезоклиматических и почвенно-грунтовых условий. Указывается также тип погоды предшествовавшего описанию сезона (в перечне дано 60 типов погоды).

Содержание последующих четырех глав не требует разбивки, так как по существу все они представляют последовательное изложение инструктивных материалов в порядке размещения граф на бланке.

Довольно подробно характеризуется структура растительного покрова. Кодируется наличие ярусов, которые выделяются по чисто высотному принципу: 1-й до 5 см, 2-й от 5 до 25 см, 3-й от 25 до 50 см, и т. д., вплоть до 10-го — выше 32 м (надо заметить, что все подобные размерные классы строятся по логарифмическому принципу, т. е. с увеличением размера объем класса возрастает, что́ авторы обосновывают характером восприятия рядовых величин, свойственным человеческой психике). Для каждого яруса указывается покрытие в процентах (также кодированное баллом по тому же принципу: 1 — менее 4%, 2 — от 4 до 9%, и т. д.) и величина «углового покрытия» (couvert angulaire), под которой подразумевается площадь неба, закрытая для данного яруса вышележащими ярусами или холмами и скалами. Особыми кодами помечаются общее покрытие и «регулярность структуры», т. е. равномерность величины покрытия на всей площади.

Далее записывается «принадлежность к формации». Однако этот термин весьма далек от принятого у нас употребления. Основных формаций выделяется всего 3: деревянистая (ligneux) высокая, деревянистая низкая и травянистая, причем граница между двумя первыми проводится чисто условно по высоте 2 м. Но имеются и дальнейшие подразделения (subdivisions). Так, высокая деревянистая формация включает подразделения: умеренно высокие (от 2 до 8 м), довольно высокие (8—32 м) и очень высокие (более 32 м), а по покрытию: густые — более 75% покрытия, довольно светлые — от 50 до 75%, и светлые — от 25 до 50% (при покрытии высокими деревьями менее 25% формация относится уже к низким или травянистым, смотря по характеру остальной растительности). Низкая деревянистая формация разделена по густоте на 5 категорий с нижним порогом уже не 25, а 10% покрытия. Наряду с простыми формациями выделяются сложные, которые отвечают сразу нескольким признакам (например, при покрытии высоких деревьев более 25%, но и низких деревьев и кустарников более 10%). Все участки с покрытием высоких деревьев более 25% или низких более 10%, имеющие вместе с тем и покрытие травяного покрова выше 10%, тоже относятся к сложным формациям; к чисто деревянистой формации можно отнести лишь площадки с очень слаборазвитым травостоем. Все эти категории имеют свои номера в коде.

Далее следует уже упоминавшийся код для определения степени влияния человека и ряд его частных вариантов для отдельных формаций. Для высоких насаждений на лесосеках различаются стадии мелкого подроста, жердняка и молодняка, сверх того участки густые и разреженные, порослевые и семенные, а также возрастные градации; для посадок — рядковые и беспорядочные, посаженные в окультуренную или неокультуренную почву. Травянистые участки получают балл по степени интенсивности пастьбы и выкашивания; выделяются также старые и недавние перелоги, паровые поля, культуры с разной степенью интенсивности использования и ухода и т. п.

Большое внимание уделено характеристике способов использования и культуры. Имеются следующие коды: тип использования (косьба, выпас, прогулки, охота и др.), интенсивность использования (в очень общих градациях — сильно, слабо), способы рубок и возобновления (для лесов), вид использующих животных, время и тип обработки (весенняя вспашка, осенняя зябь и т. п.), способ обработки поверхности (срезка кочек, бороздование и др.), способы воздействия на культивируемые растения (опыление, прореживание и т. п.) и на прочие растения (ядохимикаты, удаление), периодичность мероприятий, виды удобрений (отдельно органических, азото-фосфорных и извести), сроки съемки урожая, вредители или стихийные бедствия (отдельным кодом учитывается характер бедствия — пожар, нападение насекомых, птиц, избыток удобрения и т. п., и особо — пораженные части, — листья, корни, все растение, и т. д.).

Особо отмечается в бланке название двух основных доминантов: главного и стоящего на втором месте. При этом оговаривается, что выделение доминантов — задача отнюдь не из легких, так как не все важные виды, заметно влияющие на условия, обязательно имеют высокое покрытие, а поэтому здесь иногда неизбежен элемент субъективности. Отсюда видно, что термин «доминант» понимается скорее в смысле нашего «эдификатор», и что выделение таких видов производится отнюдь не механически, по простому количественному преобладанию, а по возможности с учетом реальной средообразующей роли вида.

Далее следует полный список видов. Впоследствии каждый вид отмечается на перфокарте номером кода; все высшие растения нумеруются по «Флоре» Фурнье (Fournier, 1961 г.) от 0001 до 4779 в алфавитном порядке (первой идет Abies alba), а мхи — по «Флоре» д'Ожье (d'Augier, 1966) номерами от 5000 и выше. Против названия каждого вида указываются цифрами соответственных кодировочных шкал: ярус (по вышеупомянутым классам высот), числовое обилие (по классам от 1-го — менее 4 экземпляров на площади, до 9-го — более 1000), покрытие (тоже по 10 классам), тип распределения (равномерное, неравномерное, единично, в центре площадки, на периферии), фенофаза, жизненность (по пятибалльной шкале) и биологический тип. Наибольший интерес представляет последняя графа, так как перечень-код биологических типов рисует одновременно и принятую классификацию экобиоморф. За основу здесь взяты общеизвестные Раункиэровские типы, но с многочисленными подразделениями; всего получается около 160 категорий (дается, впрочем, и упрощенный вариант, включающий около 110 номеров). Так, крупный раздел хамефитов делится на 2 группы: несосудистые (мхи и лишайники) и сосудистые. Сосудистые хамефиты разделены на 8 групп: прямые полукустарнички, стелющиеся, побегообразующие, подушечные, луковичные, вьющиеся, суккулентные и неукореняющиеся (эпифиты). Большинство из этих групп делятся каждая еще на 2 или на 3 подгруппы, частью по систематическим признакам (например, прямые полукустарничковые хамефиты разделены на сосудистые споровые, голосеменные и покрытосеменные), частью по иным (так, подушечные хамефиты разделяются на деревянистые и травянистые, а суккулентные — на листовые и стеблевые суккуленты). Впоследствии эти данные служат для составления биологического спектра, т. е. диаграммы процентного соотношения видов определенных групп от общего числа видов, а также для определения суммарных покрытий видами каждого типа. Однако, как видно из приведенных примеров, биологический спектр составляется не по всем дробным подразделениям, а только для основных Раункиэровских типов; приведенные образцы спектров включают всего по 5—6 категорий. Надо добавить, что весь раздел, посвященный биологическим типам, прекрасно иллюстрирован рисунками, изображающими типичных представителей разных групп, что должно очень помогать в работе исследователя.

Характеристика условий среды, как уже говорилось, занимает гораздо больший объем, чем характеристика самой растительности. Различными цифрами кодов указываются: высота над уровнем моря, экспозиция, топографическое положение (равнина, склон, плоская вершина, замкнутая или открытая котловина), возраст подстилающих геологических отложений (очень детально; этот код включает около 150 названий, отражающих не только ярусы, но и подъярусы), степень каменистости, интенсивность вскипания породы от соляной кислоты, слагающая подпочву горная порода (также более 140 названий, имеющих отдельные номера в коде), форма эрозии (водная, ветровая и др.), микрорельеф, покрытие подстилки, ее характер, степень увлажнения почвы (8 градаций), заливаемость (12 градаций), степень и формы осушения или орошения. Главное место занимает характеристика почв, причем подчеркивается, что здесь особенно важно не ограничиваться указанием соответственных цифр в графах, а привести общее описание, обрисовать характер горизонтов и их границ, а также сделать зарисовку почвенного профиля. После перечисления горизонтов для каждого из них указывается в баллах соответственной шкалы: наличие железа, гумуса, кальция и др., степень сцементированности, ясность границы (резкая, постепенная, диффузная), ее характер (ровная, волнистая, зубчатая и т. п.), балл влажности, окраска (здесь шифр дается по специальному атласу, содержащему около 105 основных цветов, многие из которых еще разделены на оттенки числом до 5—6), средний размер частиц, процент частиц песчаных, глинистых и пылеватых, насыщенность органическим веществом, содержание гальки и гравия, сортированность, форма минеральных зерен, степень их угловатости или окатанности, степень блеска их поверхности, петрографический состав минеральных частиц, относительное содержание зерен кварца, полевого шпата, слюды и т. п., завалуненность, характер органического вещества (коллоидный гумус, мелкие остатки, грубые остатки), pH (которая тоже, как и все прочее, указывается не в абсолютных цифрах, а в баллах кода, включающего 10 классов), степень агрегатности, размер отдельностей, структура (призматическая, пластическая, зернистая, комковатая и т. п.), структура органической части (для торфов и торфянистых почв — волокнистая, губчатая, листоватая), степень связности, наличие и многочисленность конкреций, наличие пустот, их размеры и характер (поры, трещины, пещерки и т. п.), характер и обилие почвенной фауны (членистоногие, черви и др.), наличие и обилие их ходов, корневая насыщенность (в очень общей форме — нет, редко, мало, довольно много и т. д., но отдельно для трех категорий — корней, корешков и мелких корешков), глубина корнеобитаемого слоя, уровень грунтовых вод, уровень заливания, тип гумуса (мулль, перегной, известковый мулль и т. п., всего около 30 разновидностей), для осушенных почв — степень осушения (отдельно для закрытого и открытого дренажа), общий характер химизма почвы (8 категорий — нитратный, кальциевый, гипсовый и т. п.) и общая степень богатства (4 категории — дистрофная, олиготрофная, мезотрофная, эвтрофная).

Отдельные коды даны для неразвитых грунтов, которых различается довольно много: грунты мелкоземистые, органические, гравийно-каменистые, скалистые, водные (водная среда также получает свою характеристику как субстрат). Каждая группа делится на несколько типов. Для таких грунтов указывается их мощность, характер нижележащего слоя и т. д.

Весьма любопытна кодификация «педо-геоморфологических типов отложений»; она представляет интерес как образец своеобразного подхода к общим особенностям почв, в нашем почвоведении мало распространенного. Во-первых, поверхностные отложения делятся на моногенные и полигенные. На образование первых воздействовали одни лишь биологические факторы, перерабатывавшие местный материал, вторые же содержат механические привнесения внешнего происхождения. Во-вторых, различаются отложения монофазные, образовавшиеся за один климатический период, и полифазные, несущие следы влияния нескольких климатических фаз. Кроме того, существуют отложения монотипные и политипные; в политипных, хотя они и образовались в едином современном климате, имеются следы воздействия смен разной растительности. Особо выделяются почвы «укороченные» (tronquées) со смытыми или развеянными верхними горизонтами.

Наконец, определяется генетический тип почвы, также по номеру в перечне. Всего различается около 120 типов, например: типичная красная рендзина с известковым муллем, богатая гумусом и кальцием; то же, темная лесная; выщелоченный чернозем; почва с гипсовой коркой; солодь; красная средиземноморская остепненная почва; карликовый подзол; гумусово-железистый подзол; гипновый торф; лесной торф; старокультурная почва, и др. Как видно из этих примеров, характеристики не вполне равноценны; среди них имеются как содержащие перечисление нескольких признаков, так и ограничивающиеся одним названием.

Последняя глава, посвященная собственно работе с перфокартами, занимает, как уже говорилось, всего 12 страниц, и, по словам самого автора, она не является специальной инструкцией по обработке перфокарт (такие руководства имеются), ее назначение — кратко обобщить основные сведения единственно для того, чтобы исследователь мог лучше представить, как производить описания с учетом их последующего переноса на кодированные перфокарты. Излагается несколько способов перфорации и «чтения» карт, а также техника переноса данных с бланка на перфокарты. Все эти приемы, или близкие к ним, применяются и у нас в СССР.

В заключение надо отметить, что книга содержит множество рисунков, поясняющих различные понятия, с которыми оперируют авторы. О рисунках биологических типов растений уже упоминалось выше, но, помимо этого, имеется ряд иллюстраций, показывающих различные категории форм рельефа и микрорельефа, типы вертикальной и горизонтальной структуры растительного покрова, типы границ почвенных горизонтов, почвенной структуры и др. Все эти иллюстрации весьма полезны и хорошо помогают наглядно представить, что подразумевается под тем или иным термином.

Список литературы включает 165 названий. Из них русских и советских лишь одна работа В. Н. Сукачева, напечатанная в 1929 г. на немецком языке в журнале «Berichte der deutsche Botanische Gesellschaft».

В целом рецензируемая работа представляет собою весьма полную и разработанную до мельчайших деталей инструкцию к производству полевых геоботанических описаний. Без сомнения, пользование ею действительно может оказать большую помощь в унификации описаний и облегчить их механизированную обработку с помощью перфокарт. Она безусловно представляет интерес и для советских геоботаников, хотя далеко не все рекомендуемые приемы могут быть использованы у нас, поскольку многие общепринятые в СССР классификации, да и сами понятия не совпадают с теми, которые употребляют авторы книги. Так, например, вряд ли кто-нибудь из советских геоботаников согласится с трактовкой ярусности, принятой в книге. У нас нет также общепринятой классификации в духе предложенных авторами «серий», а если бы и была, то серии совершенно не совпадали бы. Однако многие детали могут быть заимствованы или по крайней мере испробованы советскими исследователями в своих работах.

Желающие ознакомиться с рецензируемой работой в подлиннике и проделать опыт применения приведенных кодов для своих описаний могут обратиться с просьбой о высылке книги по адресу: Франция, Centre d'études phytosociologiqes et écologiques, boîte postale 1018, 34, Montpellier.

А. Ниценко.

Ленинградский
государственный университет.

(Получено 12 V 1969).

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 : 634.942—634.9

ПАМЯТИ АРАКЕЛА МКРТЫЧЕВИЧА МУШЕГЯНА

(5 I 1891—31 V 1968)

S. I. MASHKIN AND S. G. SAAKOV. TO THE MEMORY OF ARAKEL MCRTYCHEVICH MUSHEGIAN (JANUARY 5, 1891—MAY 31, 1968)

31 мая 1968 г. после тяжелой болезни на 77 году жизни скончался ботаник-дендролог, интродуктор и акклиматизатор древесных растений, лесовед, работник высшей школы и лесного хозяйства страны, доктор биологических наук, профессор Аракел Мкртычевич Мушегян.

А. М. Мушегян родился в семье крестьянина 5 I 1891 в г. Эчмиадзине, в Армении, где провел детство и получил среднее образование. В 1911—1915 гг. обучался в Петроградском лесном институте а затем перевелся в Ленинградский университет на биологическое отделение, которое окончил в 1924 г. В 1929 г. окончил лесное отделение Тбилисского сельхозинститута. Его учителями по ботанике, дендрологии и лесоведению были И. П. Бородин, В. Н. Сукачев, В. Л. Комаров и другие выдающиеся ученые.

Трудовую деятельность А. М. Мушегян начал в 1918 г. в должности лесничего Ереванского лесничества. С 1921 г. работал ассистентом на кафедре ботаники Ереванского университета. В 1925—1929 гг. он преподавал морфологию и систематику растений в Ереванском педагогическом институте.

В 1922 г. А. М. перевел на армянский язык и издал курс лекций А. А. Гроссгейма «Систематика растений» и опубликовал свое учебное пособие «Как составлять гербарий». Эти труды сыграли важную роль в подготовке местных национальных кадров ботаников. С 1926 по 1932 г. он работал таксатором и инспектором лесов Наркомзема Армянской ССР. С 1932 по 1936 г. А. М. был начальником лесохозяйственного сектора Наркомлеса Армянской ССР. В это время выходят в свет его первые книги по декоративной дендрологии и региональному лесоведению на армянском языке. До 1941 г. А. М. продолжал работать в лесных органах Армении. В 1942 по г., ввиду плохого состояния здоровья, он перешел на преподавательскую работу в школу степного района Казахстана. С 1946 г. Мушегян работал в Алма-Ате старшим научным сотрудником АН Каз. ССР и одновременно заведующим отделом дендрологии республиканского Ботанического сада, где занимался проблемой интродукции и акклиматизации древесных растений.

В 1949 г. А. М. успешно защитил кандидатскую диссертацию на тему «Культура дальневосточных и североамериканских древесных пород в Алма-Атинском ботаническом саду». В 1952 г. вышла в свет его книга «Культура древесных экзотов в Алма-Ате».

С 1950 г. А. М. перешел на преподавательскую работу в Казахский сельскохозяйственный институт, где и трудился до 1962 г., преподавал таксацию и лесоустройство, заведовал кафедрой лесной таксации и лесоустройства, а в 1952 г. был избран деканом лесохозяйственного факультета. В этот период А. М. совершил многочисленные дендрологические экспедиции в разные районы Каз. ССР, руководил работой экспедиций в лесах Тянь-Шаня, Джунгарского Алатау, проводил дендрологическое обследование зеленых насаждений Караганды, Балхаша, Целинограда, Джезказгана, Гурьева и ряда других районов. Он осуществил тщательную систематическую обработку своих гербарных сборов, а также гербариев других исследователей по дендрофлоре Казахстана, хранящихся в Ботаническом институте АН Каз. ССР, и описал два новых для науки вида березы — *Betula alatavica* Musheg. и *B. crassijula* Musheg.

А. М. становится знатоком дендрофлоры Казахстана и основные итоги своих исследований оформляет в виде двухтомной монографии «Деревья и кустарники Казахстана», которая в качестве докторской диссертации в 1961 г. была защищена в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР. В 1962 и 1966 гг. эта монография была опубликована в двух томах, объемом 50 печатных листов, она охватывает 739 видов деревьев и кустарников.

А. М. — автор свыше 60 работ по ботанике, дендрологии, лесоведению, лесоустройству, зеленому строительству, которые представляют собой важный вклад в отечественную науку и практику. В 1962 г. А. М. Мушегян переезжает в Ленинград и занимает должность ученого секретаря и заведующего Лабораторией паркового строительства и озеленения Ленинградского научно-исследовательского института лесного хозяйства, где, несмотря на недомогание, а затем и серьезную болезнь, проявил большую энергию в работе, был полон идей и творческих планов до дня своей кончины. А. М. был одним из старейших членов ВБО (с 1927 г.).

А. М. Мушегян был человеком высокой культуры, глубоко эрудированным педагогом высшей школы, скромным и деятельным ученым. Лекции он читал ярко, на высоком научном и идейном уровне, имел много учеников, был любимцем молодежи. Ряд сотрудников и аспирантов под его научным руководством защитили кандидатские диссертации. А. М. оставил значительный след в советской дендрологии, в деятельности ботанических садов, в практике отечественного лесоводства и специального высшего образования.

А. М. Мушегян был человеком весьма доброжелательным к людям, жизнерадостным, скромным, отличался большим трудолюбием, оптимизмом, был ученым-патриотом. Память о нем как об ученом разностороннего биологического профиля и прекрасном человеке навсегда сохранится в сердцах его друзей, товарищей по работе, учеников.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ А. М. МУШЕГЯНА

1922

Как составлять гербарий (на арм. языке) Изд. НКПрос. Арм. ССР. Ереван : 32.

1925

Как эксплуатировать леса Армении (на арм. языке). Сельскохоз. жизнь, 7. Ереван : 38—40.

Об облесении окрестностей Еревана (на арм. языке). Сельскохоз. жизнь, 5. Ереван : 24—26.

О нарушениях лесного кодекса (на арм. языке). Сельскохоз. жизнь, 10. Ереван : 32—34.

1927

Дубовое хозяйство в Армении (на арм. языке). Сельскохоз. жизнь, 6. Ереван : 43—46.

Лес надо рубить по расчету (на арм. языке). Изд. НКЗема Армении. Ереван : 1—19.

Лесное хозяйство Армении в 1925—1926 гг. (на арм. языке). Сельскохоз. жизнь, 1. Ереван : 28—32.

О зимовниках и пастьбе скота в лесах Армении. Эконом. вестник Армении, 2. Ереван : 9—13.

1928

День леса (на арм. языке). Сельскохоз. жизнь, 2. Ереван : 65.

День леса (на арм. языке). Арм. Госиздат. Ереван : 96.

(Рецензия): Лес (на арм. языке). Сельскохоз. жизнь, 3. Ереван : 46—47.

Сосняк им. Мясникяна (на арм. языке). Сельскохоз. жизнь, 10—12. Ереван : 79—81.

1929

Возобновление сосны в лесах Армении (на арм. языке). Сельскохоз. жизнь, 3. Ереван : 3.

1930

О пастьбе скота в лесах Армении (на арм. языке). Сельскохоз. жизнь, 6. Ереван : 2.

1931

(Рецензия): Леса и воды (на арм. языке). Соц. агрономия, 2. Ереван : 84—85.

1932

Леса Советской Армении (на арм. языке). Техника массам, 6 : 13—14; 7—8: 11—13; 9 : 10—12. Ереван.

1933

Декоративные деревья и кустарники. (Литографированное издание на арм. языке) Изд. треста «Зеленострой». Ереван : 1—192.

1934

Сбор букового орешка (на арм. языке) Сельхозизд. Ереван : 1—32.

1935

О лесах и лесных насаждениях ССР Армении. Сельхозизд. Ереван : 1—96.

1943

К биологии рассеченнолистного манжурского ореха. Вестн. АН Каз.ССР, 3. Алма-Ата : 61—63.

Пирамидальный тополь в Алма-Атинском бот. саду. Вестн. АН Каз.ССР, 10. Алма-Ата : 75—79.

1948

К экологии Амурского бархатного или пробкового дерева. Тр. Республ. бот. сада АН Каз. ССР, I. Алма-Ата : 161—165.

1949

Культура дальневосточных и Североамериканских древесных пород в Алма-Атинском бот. саду (Автореферат канд. диссерт.). Бот. сад АН Каз.ССР, Алма-Ата : 4.

1950

Акклиматизация древесных пород. Вестн. АН Каз. ССР, 3. Алма-Ата : 63—68.

1951

Итоги акклиматизации древесных пород в Алма-Атинском ботаническом саду. Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 10. М. : 31—34.

Сектор дендрологии Алма-Атинского ботанического сада. В книге: Путеводитель Алма-Атинского бот. сада, Алма-Ата : 5—10, 62—77.

1952

Гнездовой посев дуба в Южном Казахстане. Лес и степь, 1. М. : 69—70.

Культура древесных экзотов в Алма-Ате. Изд. АН Каз.ССР, Алма-Ата : 1—120.

1953

Акклиматизация, натурализация и интродукция растений (Выступление на Совещании ботанических садов). Бюлл. Гл. бот. сада АН СССР, 15. М. : 180—181.

Два новых вида березы. Тр. Каз. с.-х. инст., 4, 1. Алма-Ата : 196—199.

1954

Клен серебристый в Алма-Ате. Бюлл. Гл. бот. сада, 19. Алма-Ата : 128—129.

Результаты испытания древесных пород в Алма-Атинском бот, саду. Тр. Алма-Атинск. бот сада. 2. Алма-Ата : 3—79.

1955

Березы Казахстана (видовой состав и определитель). Тр. Каз. СХИ, 5, 1, Алма-Ата : 262—267.

Деревья и кустарники Восточно-Казахской области, I. Тр. Каз. СХИ, 5, 1. Алма-Ата : 181—201.

1956

Березы Казахстана (полное описание с рисунками). Тр. Алма-Атинск. бот. сада, 3. Алма-Ата : 18—39.

Боярышник мягковатый — передовой опыт колхозного производства в Казахстане. Изд. Мин. с. х. Каз. ССР, 9. Алма-Ата : 37—40.

Деревья и кустарники в озеленении города Кокчетава. Тр. Алма-Атинск. бот. сада, 3. Алма-Ата : 70—71.

Илийская разновидность лоха узколистного. Тр. Алма-Атинск. бот. сада, 3. Алма-Ата : 40—43.

К методике таксации саксауловых насаждений Казахстана. Тр. Алма-Атинск. бот. сада, 3. Алма-Ата : 54—61. (Совместно с Л. Н. Грибановым и В. И. Инфантьевым).

1957

Видовой состав дендрофлоры Восточного Казахстана. Тр. по лесному хоз. Зап.-Сиб. филиала АН СССР, 3. Новосибирск : 147—152.

Древесная растительность Казахстана. В кн.: Тезисы докладов научной конференции Лесфака Каз. СХИ. Алма-Ата : 26—27.

Древесная растительность Казахстана (список и ареалы видов дикорастущих деревьев и кустарников). Изд. Каз. респ. правл. НТОС и ЛХ. Алма-Ата : 1—68.

К методике таксации саксаульников Казахстана. Лесн. хоз., 8. М. : 33—36. — (Совместно с Л. Н. Грибановым и В. И. Инфантьевым).

Система рубок главного пользования в пихтовых древостоях Рудного Алтая. В кн. реф. докл. науч. произв. конфер. НТОС и ЛХ. Алма-Ата : 27—29.

1958

Деревья и кустарники Восточного Казахстана. Изд. Упр. с.-х. науки МСХ Каз. ССР. Алма-Ата : 1—131.

Лох узколистный илийский. Лесн. хоз., 5. М. : 74.

О величине пробной площади. Сб. научн.-техн. информ. по лесн. хоз. и агролесомелиорации. Изд. НТОС и ЛХ. Алма-Ата : 10—13.

О некоторых особенностях представителей рода *Ulmus* Казахстана. В кн.: Рефераты докладов научной конференции по рационализации лесного хозяйства и агролесомелиорации Казахстана. Изд. Лесфака и НТОС и ЛХ. Алма-Ата : 54—58.

1959

Дендрологическое районирование Казахстана. В кн.: Рефераты докладов по рационализации лесного хозяйства и агролесомелиорации Казахстана. Алма-Ата : 76—88.

Деревья и кустарники Алма-Атинского ботанического сада. Изд. АН Каз. ССР. Алма-Ата : 1—277. (Редактирование и авторство совместно с А. Ф. Мельник и В. Г. Рубаник).

Ивы Казахстана и их использование. Тр. Каз. н.-и. инст. ЛХ Каз. СХ АН, 2. Алма-Ата : 87—107.

Леса Казахстана. В кн.: Ботаника в Казахстане. Изд. АН Каз. ССР, Алма Ата : 74—88.

Рубки главного пользования в пихтовых древостоях Восточного Казахстана. Лесн. журн., 6. Алма-Ата : 43—48.

Система рубок главного пользования в пихтовых древостоях Рудного Алтая. Тр. научн. произв. конф. респ. правл. НТОС и ЛХ. Алма-Ата : 20—31.

Физико-механические свойства древесины ясеня чарынского, пихты сибирской, ели тяньшанской, белого и черного саксаула. Тр. Каз. СХИ, 6. Алма-Ата : 83—85.

1960

Дендрологические районы Казахстана. Тр. Алма-Атинск. бот. сада, 5. Алма-Ата : 47—62.

Деревья и кустарники Казахстана. (Автореферат диссерт. на соиск. учен. степ. докт. биолог. наук). БИН АН СССР. Л. : 1—34.

Деревья и кустарники Казахстана. В кн.: Научные рефераты производственной конференции Лесного факультета Казахского сельскохозяйственного института. Алма-Ата : 8—10.

Очередные задачи лесоустройства в Казахстане. Лесное хозяйство, 6. Алма-Ата : 12—14.

Тополя Казахстана. Тр. Алма-Атинск. бот. сада, 5. Алма-Ата : 63—82.

Розы Казахстана. Тр. Каз. СХИ, серия сельскохоз., 8, 5, Алма-Ата : 181—193.

1961

Боярышники Казахстана. Тр. Алма-Атинск. бот. сада АН Каз. ССР, 6, Алма-Ата : 27—34.

История образования дендрофлоры Казахстана. Отчетная научн. конференция Лесфака Каз. СХИ, реф. докл. Алма-Ата : 45—47.

1962

Деревья и кустарники Казахстана. I. Казсельхозгиз. Алма-Ата : 1—364.

1966

Деревья и кустарники Казахстана, 2. Изд. «Кайнар». Алма-Ата : 1—344.

С. И. Машкин и *С. Г. Сааков.*

**Воронежский государственный
университет
и
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.**

(Получено 7 IV 1969).

К ст. Колесниковой и В. И. Хомутовой стр. 225

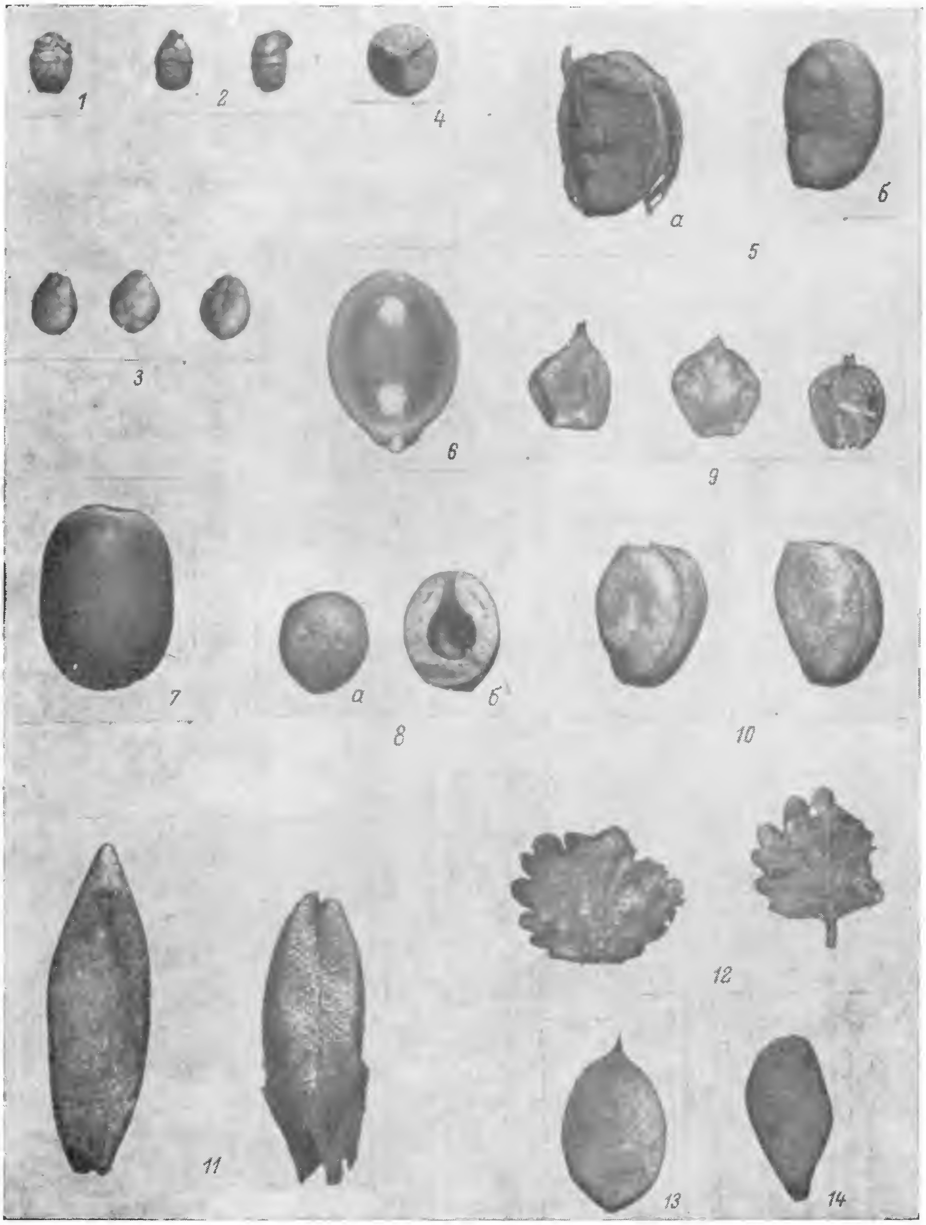


Рис. 2. Макроостатки из отложений лихвинского и микулинского межледниковий Вологодской области.

1, 2 — *Azolla interglacialica* P. Nikit., мегаспоры (увел. 25); *3* — *Salvinia natans* (L.) All., мегаспоры (увел. 25); *4* — *Selaginella selaginoides* (L.) Link, мегаспоры (увел. 25); *5* — *Caldesia parnassifolia* (Bassi) Parl. (*а* — плод с сохранившимся остатком эпикарпия, *б* — эндокарпий) (увел. 12); *6* — *Aldrovanda vesiculosa* L., семя (увел. 25); *7* — *Brasenia* aff. *nehringii* (Web.) Szaf., семя (увел. 12); *8* — *Aracites johnstrupii* (Hartz) P. Nikit. (*а* — семя, *б* — продольный разрез семени) (увел. 7); *9* — *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn., семена (увел. 7); *10* — *Potamogeton praelongus* Wulf, эндокарпии (увел. 7); *11* — *Najas flexilis* (Willd.) Rostk. et Schmidt, семена (увел. 25); *12* — *Betula nana* L., листья (увел. 7); *13* — *Ceratophyllum demersum* L., плод (увел. 7); *14* — *Picea abies* (L.) Karst., семя (увел. 7).

К ст. Э. Г. Добычиной к стр. 257

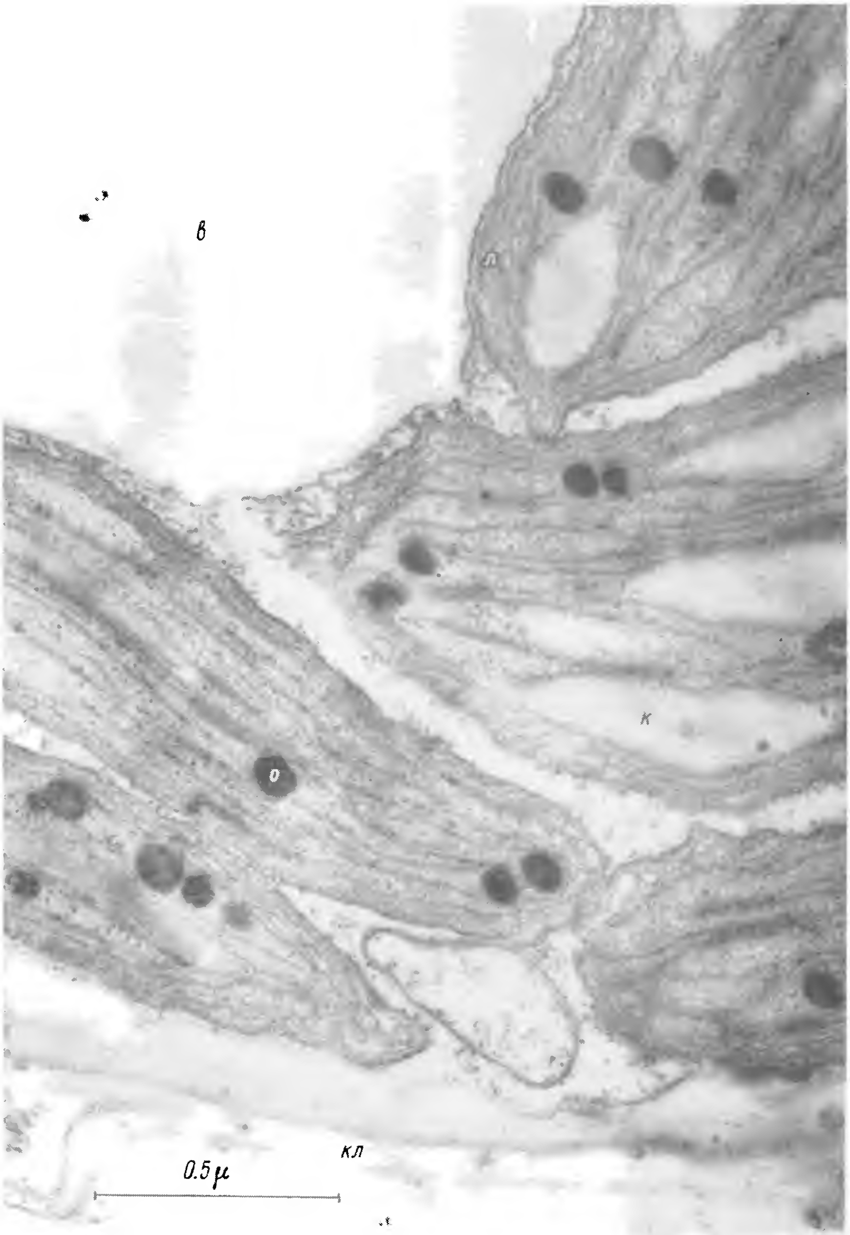


Таблица 1

Хлоропласты в клетке паренхимной обкладки кукурузы.

Условные обозначения к табл. 1—6: *в* — вакуоля, *г* — граны, *к* — крахмальное зерно, *кл* — клеточная оболочка, *л* — ламеллы, *м* — митохондрия, *мт* — микротело, *пл* — плазмалемма, *о* — осмиофильная глобула, *р* — рибосомы, *т* — тонопласт, *э* — эндоплазматический ретикулум.

К стр. 259

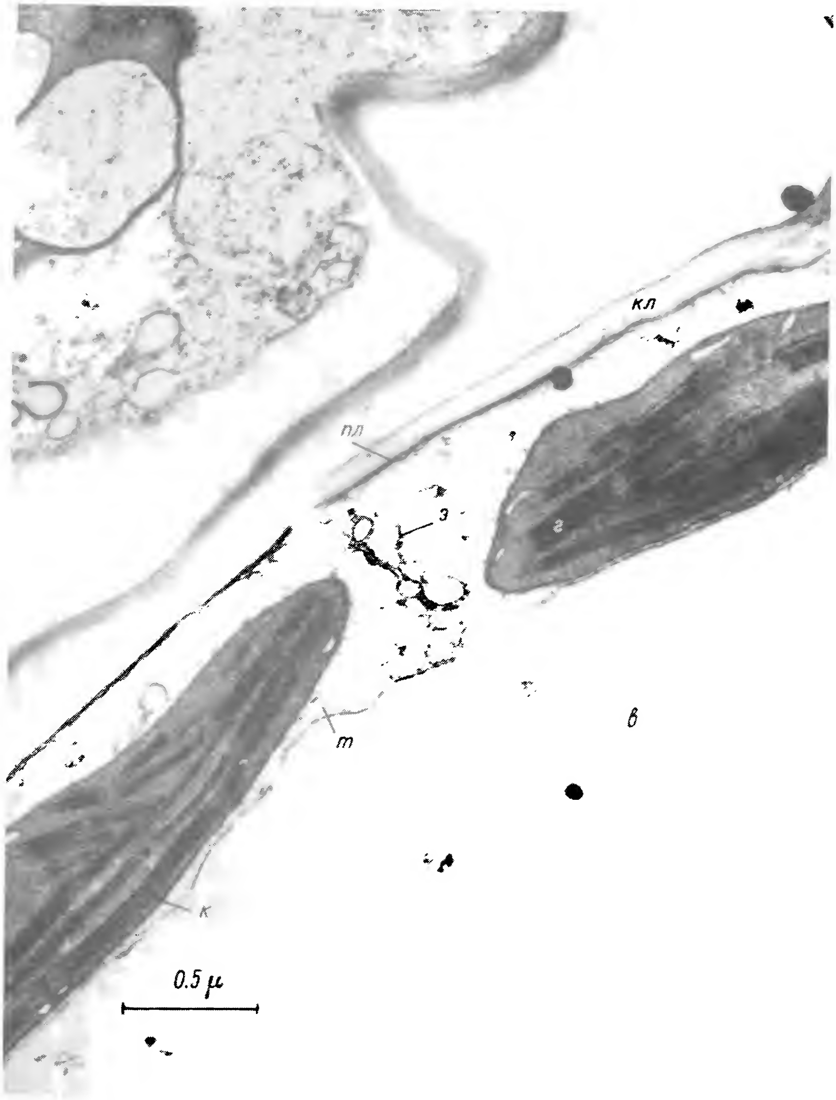


Таблица 2
Фрагмент клетки паренхимной обкладки пшеницы.
Обозначения те же, что на табл. 1.

К стр. 259

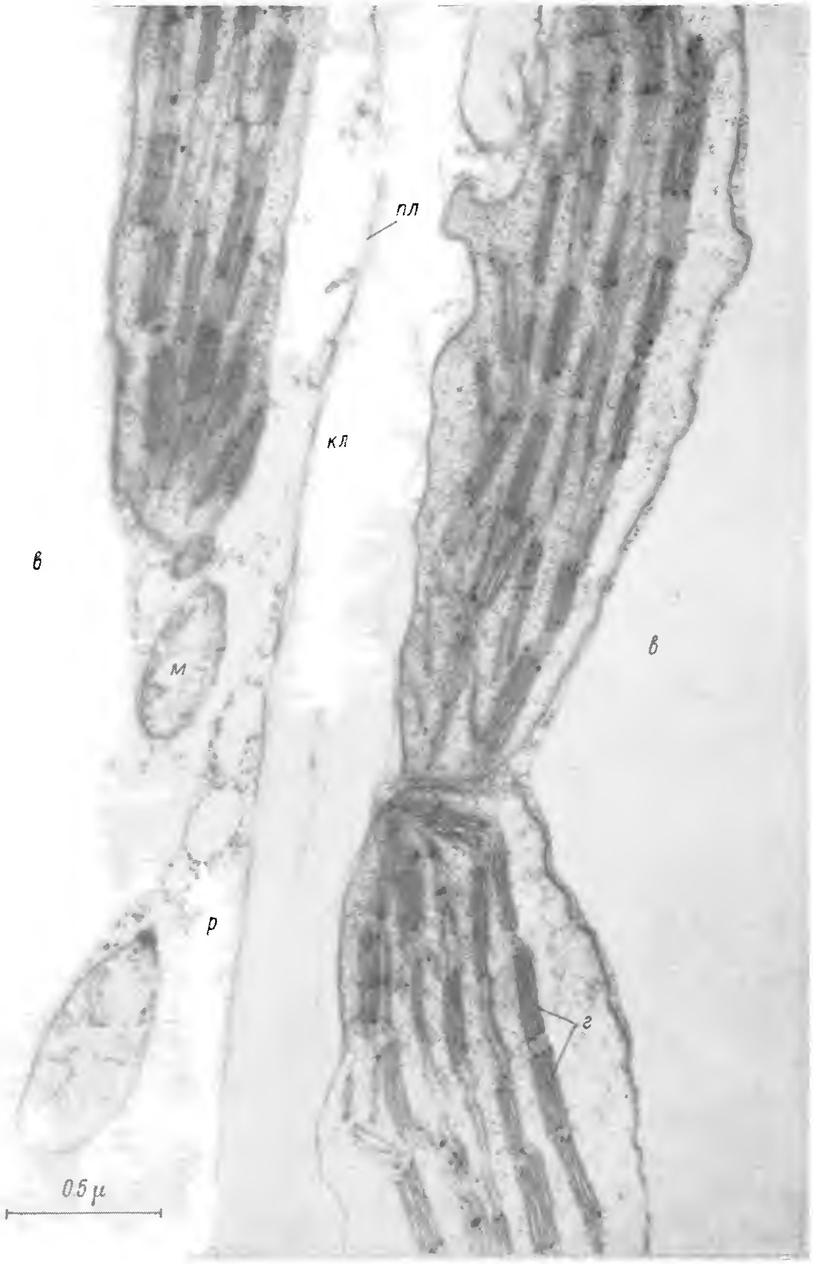


Таблица 3

Хлоропласты в двух соседних клетках мезофилла пшеницы (пограничных с паренхимной обкладкой).

Обозначения те же, что на табл. 1.

К стр. 260

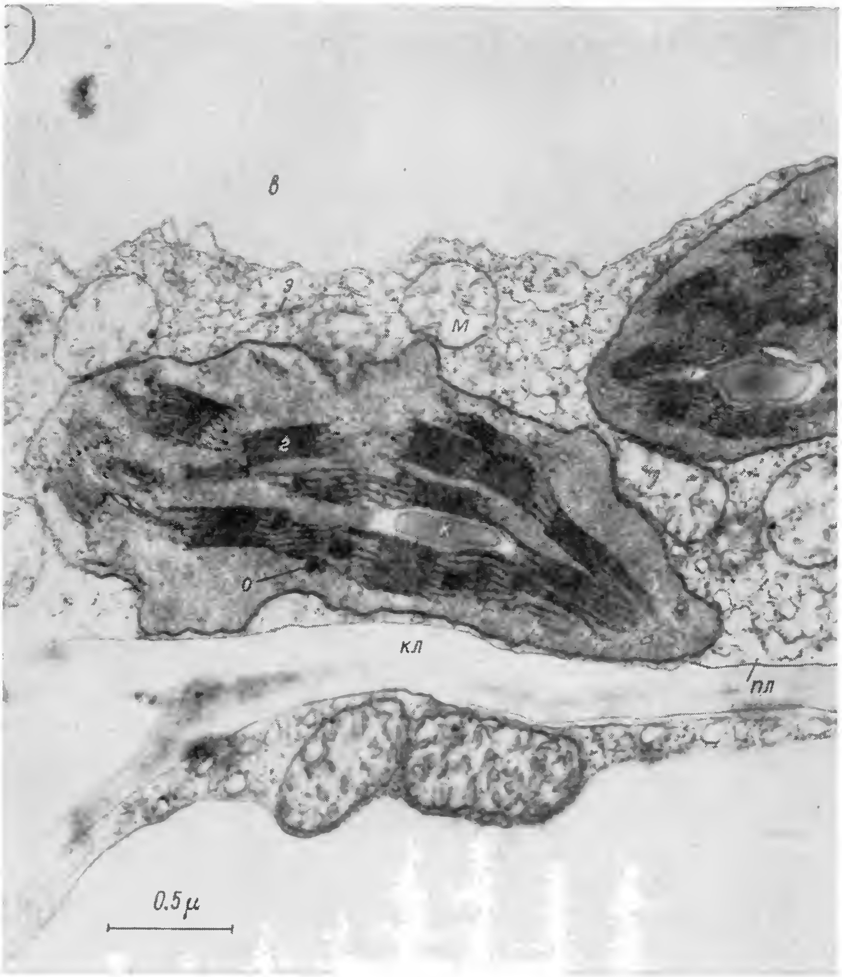


Таблица 4

Хлоропласты в клетке паренхимной обкладки ячменя.

Обозначения те же, что на табл. 1.

К стр. 260

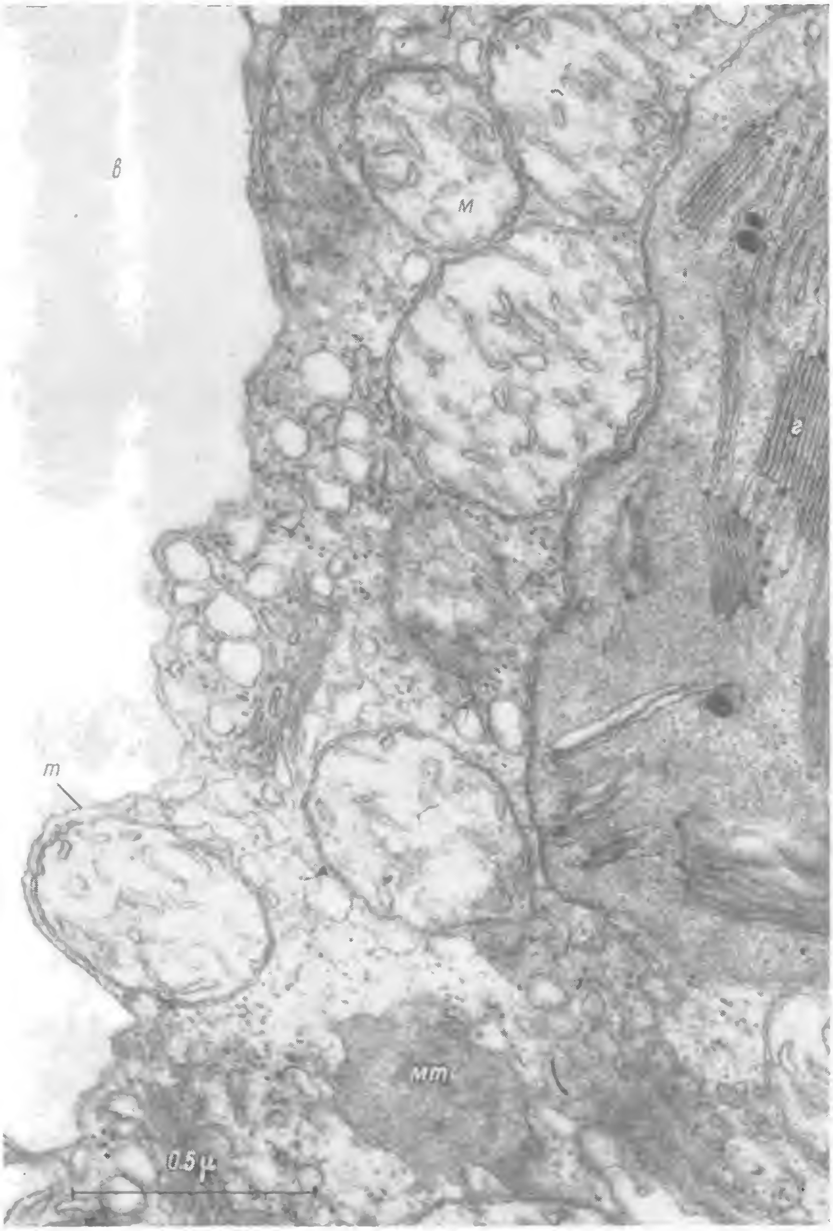


Таблица 5

Фрагмент клетки паренхимной обкладки ячменя.

Обозначения те же, что на табл. 1.

К стр. 260

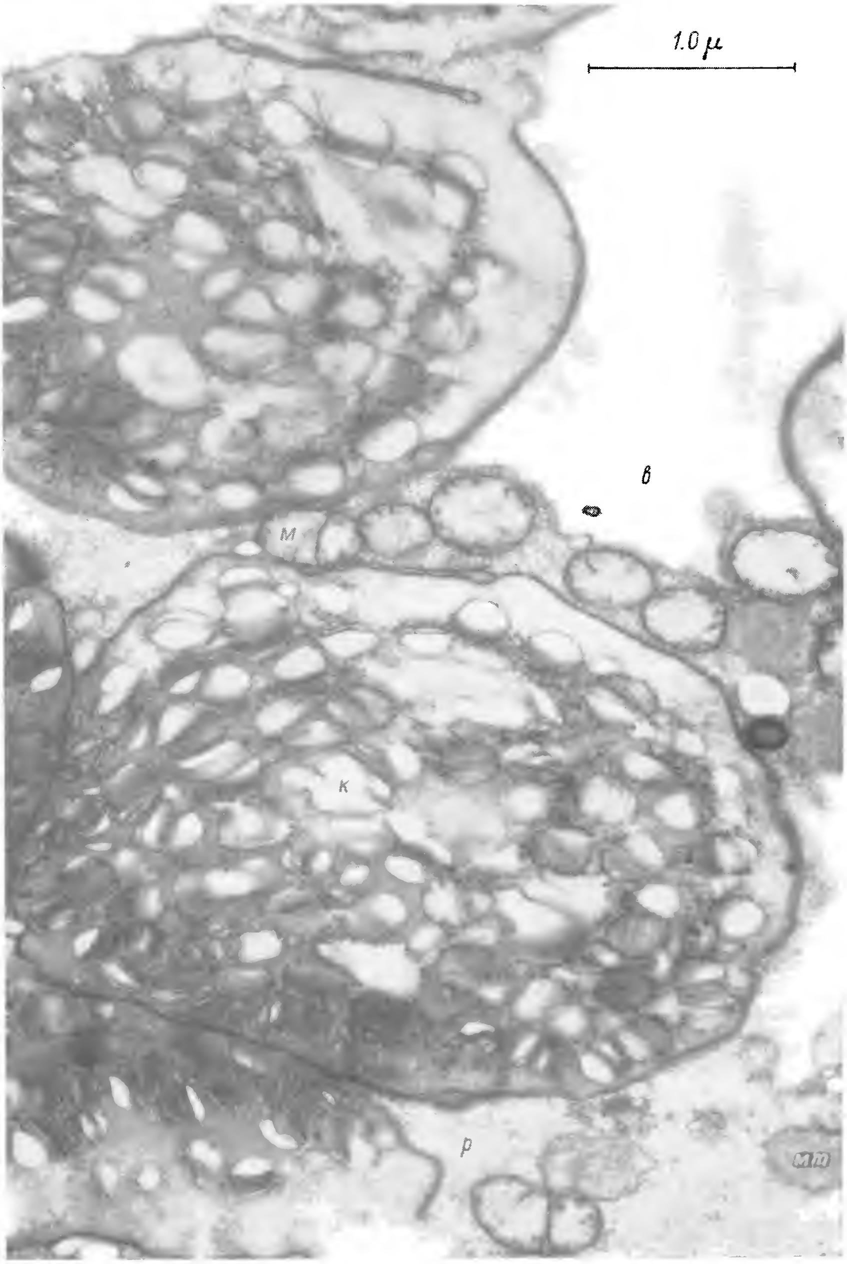


Таблица 6

Фрагмент клетки мезофилла ячменя.

Обозначения те же, что на табл. 1.

February 1970

BOTANICAL JOURNAL
PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U.S.S.R.

CONTENTS

Page

U. A. Urmantzev. Isomery in animate nature. I. Theory. (6 textfigures) 153

B. N. Norin. On the functional structure of plant aggregations in the forest-tundra zone. (5 textfigures) 170

V. S. Ipatov. Certain problems pertaining to the theory of organization in the vegetational cover 184

S. G. Saakov. Endemic palms of Cuba. (8 textfigures, 4 maps). 196

T. D. Kolesnikova and **V. I. Khomutova.** On the interglacial floras of the Vologda Region (according to the data of palynological and palaeocarpological analyses). (3 textfigures) 222

L. R. Petrova. The morphology of reproductive organs in certain species of the *Bambusoideae* subfamily. (13 textfigures) 234

E. G. Dobychina. Parenchymal bundle sheaths of the vascular bundles in the leaves of certain species of grasses (ultra-structure of cells). (6 plates) . . 253

N. G. Moscalenko. A contribution to the knowledge of the flora of the environs of Noriljsk (north-western extremity of the Central-Siberian plateau) . . 263

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH 273

A. Medwecka-Cornaś. The methods of quantitative determination of litter accumulation by terrestrial macrophytes. (1 textfigure). (273).

REPORTS 280

A. A. Khramov and **V. I. Valutzky.** An extraordinary form of *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr encountered on a raised bog. (280). — **E. A. Barashkova.** Photosynthesis in fruticose lichens *Cladonia alpestris* (L.) Rbh. and *C. rangiferina* (L.) Web. in the Taimyr Peninsula. (5 textfigures). (284). — **K. F. Khmeliov.** The vegetation of *Sphagnum* bogs in the basin of the river Matyra (the central part of the Oka-Don Plain). (1 textfigure). (292). — **G. I. Rodionenko** and **E. A. Burova.** The phenomenon of the temporary loss of activity by the pollen. (300).

REVIEWS 303

A. A. Nitzenko (a review). *M. Godron, Ph. Daget, L. Emberger, G. Long, E. Le Floc'h, Ch. Sauvage, J.-P. Wacquant.* Code pour le relevé méthodique de la végétation et du milieu. Principes et transcription sur cartes perforées. 1968. (303).

OBITUARY 308

S. I. Mashkin and **S. G. Saakov.** To the memory of Arakel Mcrtychevich Mushegian (January 5, 1891—May 31, 1968). (1 portrait). (308).

Адрес Редакции «Ботанического журнала»
Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1
Ленинградское отделение издательства «Наука»

Завед. Редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *М. А. Горилас, Ф. Я. Петрова* и *Г. И. Яковлева*

Сдано в набор 13/XI 1969 г. Подписано к печати 10/II 1970 г. Формат бумаги 70×108$^1/_{16}$.
Печ. л. 10+4 вкл. ($^1/_2$ печ. л.) = 14.70 усл. печ. л. Бум. л. 5$^1/_4$. Уч.-изд. л. 15.68. Тип. зак. 582.
М-09211. Тираж 2600.

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

1 р. 50 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Ю. А. Урманцев. Изомерия в живой природе. I. Теория. (С 6 рис.) 153

Б. Н. Норин. О функциональной структуре растительных группировок лесотундры. (С 5 рис.) 170

В. С. Ипатов. Некоторые вопросы теории организации растительного покрова 184

С. Г. Сааков. Эндемичные пальмы Кубы. (С 8 рис. и 4 картами). 196

Т. Д. Колесникова и В. И. Хомутова. О межледниковых флорах Вологодской области (по данным палинологического и палеокарпологического анализов). (С 3 рис.) 222

Л. Р. Петрова. Морфология репродуктивных органов некоторых видов подсемейства *Bambusoideae.* (С 13 рис.) 234

Э. Г. Добычина. Паренхимные обкладки проводящих пучков в листьях некоторых видов злаков (ультраструктура). (С 6 табл. рис.) 253

Н. Г. Москаленко. К флоре окрестностей Норильска (северо-запад Средне-Сибирского плато) 263

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 273

А. Медвека-Корнас. Методы учета накопления подстилки наземными макрофитами. (С 1 рис.). (273).

СООБЩЕНИЯ 280

А. А. Храмов и В. И. Валуцкий. Необычная форма *Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr на верховом болоте. (280). — **Э. А. Барашкова.** Фотосинтез кустистых лишайников *Clodonia alpestris* (L.) Rabh. и *C. rangiferina* (L.) Web. на Таймыре. (С 5 рис.). (284). — **К. Ф. Хмелев.** Растительность сфагновых болот бассейна р. Матыры (средняя часть Окско-Донской низменности). (С 1 рис.). (292). — **Г. И. Родионенко и Э. А. Бурова.** Явление временной потери пыльцой своей активности. (300).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 303

А. А. Ниценко. *М. Годрон, Ф. Дажэ, Л. Амберже, Ж. Лонг, Э. Ле-Флок, Ж. Пуассоннэ, Ш. Соваж, Ж. Ваккан.* Код для методического описания растительности и среды. Принципы и перенос на перфокарты. 1968. (303).

ПОТЕРИ НАУКИ 308

С. И. Машкин и С. Г. Сааков. Памяти Аракела Мкртычевича Мушегяна (5 I 1891—31 V 1968). (С 1 портретом). (308).

19 МАЙ 1970